DIE REGENERATION

VON

GEWEBEN UND ORGANEN

BEI DEN

WIRBELTHIEREN,

BESONDERS

AMPHIBIEN UND REPTILIEN.

VON

PAUL FRAISSE

DR. MED. ET PHIL.

PRIVATDOCENT AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.

MIT 3 TAFELN.

CASSEL UND BERLIN

VERLAG VON THEODOR FISCHER.

1885.

QH
499
.F72
1995
copy 1

ALEX. AGASSIZ.

Library of the Museum

OF

COMPARATIVE ZOÖLOGY,

AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

Founded by private subscription, in 1861.

Deposited by ALEX. AGASSIZ.

No. 11,604

April 8, 1886

DIE REGENERATION

VON

GEWEBEN UND ORGANEN

BEI DEN

WIRBELTHIEREN,

BESONDERS

AMPHIBIEN UND REPTILIEN.

VON

PAUL FRAISSE

DR. MED. ET PHIL.

PRIVATDOCENT AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG.

MIT 3 TAFELN.

CASSEL UND BERLIN

VERLAG VON THEODOR FISCHER.

1885.

Die nachstehende Arbeit, welche bereits im Jahre 1879 begonnen wurde, hat mit einer solchen Menge ungünstiger Verhältnisse zu kämpfen gehabt, dass ihr Erscheinen längere Zeit hindurch überhaupt in Frage gestellt war. — Erst durch das liebenswürdige Entgegenkommen des Herrn Verlagsbuchhändler Th. Fischer wurde es mir möglich, an die Vollendung des Werkes zu denken, nachdem ein Theil der Druckbogen schon jahrelang geruht hatte.

Hierdurch wird so manche Ungleichmässigkeit erklärt, und nur im Vertrauen auf die Nachsicht der Fachgenossen wage ich es, auch die älteren Druckbogen unverändert zu lassen, obgleich eine ganze Reihe von neueren Werken in denselben naturgemäss nicht erwähnt sind, da der Druck von Bogen 1—9 schon seit 2 Jahren abgeschlossen ist. So viel wie möglich habe ich mich bemüht, in den letzten Capiteln und namentlich im Schlusspassus diesen Fehler zu verbessern, doch konnten auch hier die neuesten Arbeiten von Flemming und dessen Schülern nicht mehr berücksichtigt werden, da das Manuscript am 5. April 1884 abgeschlossen wurde und leider wiederum äussere Verhältnisse einen beschleunigten Druck verhinderten.

So übergebe ich denn das, was mich seit Jahren beschäftigte, der Oeffentlichkeit, wohl wissend, dass das berührte Thema mit dem Wenigen was ich biete noch lange nicht erschöpft ist; — musste ich doch das Capitel über die Regeneration des Auges ganz fortlassen, da sonst wiederum eine Verzögerung eingetreten wäre. In nicht zu langer Frist hoffe ich jedoch den Fachgenossen eine Separatabhandlung hierüber vorzulegen.

Ein Abschluss wurde wie gesagt erstrebt, aber nicht erreicht. Liegt doch in den so äusserst interessanten Erscheinungen, welche uns die Regeneration darbietet, eine ganze Entwickelungsgeschichte der gesammten Gewebe, zu deren vollständiger Erforschung ein volles Menschenalter wohl kaum genügen dürfte. Dennoch hoffe ich durch den Grundgedanken, welcher sich durch die ganze Arbeit zieht, darauf hingewiesen zu haben, dass auch auf diesem Felde noch manche Frucht eingebracht werden kann, wenn man versucht, die grossen Ideen Darwins auch auf die Histologie und Histogenese anzuwenden. Vor Allem war es aber die Vergleichung

der histogenetischen Vorgänge bei dem Regenerationsprozess mit der embryonalen Entwickelung der Gewebe und Organe, die für meine Darstellung den leitenden Faden bildete und welche, wie ich hoffe, nicht ganz ohne Resultat geblieben ist.

Für die freundliche Unterstützung mit zum Theil sehr kostbarem Material, besonders mit philippinischen und anderen ostasiatischen Ascalaboten bin ich Herrn Professor Semper tiefsten Dank schuldig, ebenso Herrn Dr. Looss für seine trefflichen Zeichnungen und die Durchsicht der Correcturbogen.

Leipzig, im Januar 1885.

P. Fraisse.

Inhalt.

Seite

I. Ueber die Regenerations-Erscheinungen im Allgemeinen

A. Die Regenerationsversuche und ihre Resultate bei den verschiedenen Thierklassen 1

1. Geschichtliche Entwickelung der Regenerationsfrage in Bezug auf die wirbellosen Thiere 1

2. Geschichtliche Entwickelung der Regenerationsfrage in Bezug auf die Wirbelthiere, besonders Amphibien und Reptilien 12

II. Eigene Beobachtungen 39

A. Untersuchungs-Methoden 39

B. Specieller Theil 43

1. Die Regeneration der Epidermis und anderer Epithelien 43

2. „ „ „ Cutis 71

3. „ „ „ Hautdrüsen und Hautsinnesorgane 81

4. „ „ des Skeletsystemes 88

5. „ „ „ Rückenmarkes 108

6. „ „ „ peripherischen Nervensystems 119

7. „ „ der Muskulatur 124

8. „ „ „ Blutgefässe 134

9. Schlussbemerkungen 140

III. Tabellen über einige Versuchsthiere 155

Tafelerklärung 160

Motto:

Multum egerunt, qui ante nos fuerunt sed non peregerunt;
Multum adhuc restat operis, multumque restabit;
Nec ulli nato post mille saecula praecludetur occasio aliquid adhuc adjiciendi.

Seneca.

Ueber die Regenerations-Erscheinungen im Allgemeinen.

Regeneration und Reproduction sind zwei Worte, mit welchen wir in der wissenschaftlichen Sprache oft dieselben Erscheinungen zu bezeichnen pflegen, obgleich beide Ausdrücke auch wiederum in scheinbar ganz verschiedenem Sinne gebraucht werden können.

Man spricht von der Regeneration wie von der Reproduction verloren gegangener, vom Körper völlig abgetrennter Theile und drückt dadurch die Wiederherstellung, das Neuhinzuwachsen derselben aus, aber man benutzt das Wort Regeneration auch in physiologischem Sinne und bezeichnet damit die am lebenden Körper fortwährend stattfindende Erneuerung unbrauchbar gewordener und abgestossener Elementartheile, während man Reproduction auch für Fortpflanzung anwendet.

Gewiss werden hierdurch bei oberflächlicher Betrachtung viele Missverständnisse und Unklarheiten hervorgerufen; gehen wir jedoch näher auf die äusserlich so verschiedenen Naturerscheinungen ein, welche mit den gleichen Worten benannt werden, so finden wir eine ursprünglich so weit gehende Uebereinstimmung zwischen ihnen, dass es wenigstens unverständlich erscheint, wenn in neuester Zeit behauptet wird, dass die beiden Bedeutungen des Wortes Regeneration in durchaus keinem innern Zusammenhange stehen sollten.

Fasst man den Begriff der Regeneration noch weiter, so muss man eigentlich die sämmtlichen uns wahrnehmbaren Erscheinungen des Lebens, den ständigen Stoffwechsel, als eine fortwährende Regeneration betrachten, welche in der ganzen Entwickelungsreihe von der einfachsten Zelle bis zum höchstorganisirten, ausgebildeten Thiere dauernd in Thätigkeit ist; dann tritt, wenn ein gewisser Punkt des Wachsthums erreicht ist, eine andere Erscheinung hinzu, die man als Wachsthum über das individuelle Mass hinaus bezeichnet hat, die Fortpflanzung oder Reproduction.

So sehen wir die Erscheinungen der sogenannten physiologischen Regeneration oder Reproduction täglich vor Augen, obgleich wir in unserem eigenen Körper nichts davon bemerken, da die vegetativen Verrichtungen unserer directen Wahrnehmung entzogen sind. Hört dieser ständige regenerative Stoffwechsel auf, so tritt der Tod ein und die Materie zerfällt wieder in ihre Grundbestandtheile, um in anderer Form den Kreislauf von neuem zu beginnen.

Das Wachsthum wird von der neueren Schule, besonders seit *Virchow* seine bahnbrechenden Werke in Würzburg herausgab, auf die Mechanik des Zellenlebens zurückgeführt, auf welcher

überhaupt die Einheit aller Lebenserscheinungen beruht. Dass man durch die in dieser Richtung angestellten Untersuchungen und Experimente einen bedeutenden Schritt weiter gekommen ist, unterliegt keinem Zweifel; dass man aber bisher noch nicht im Stande gewesen ist, alle Vorgänge im thierischen Körper auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen, ist ebenso klar.

Wohl keine Untersuchung kann der berühmten Lehre *Virchow*'s förderlicher sein, als die über die Regeneration. *Virchow* selbst betonte ja die Wichtigkeit dieser Vorgänge und rief dadurch eine ausserordentlich grosse Menge von Arbeiten hervor, deren Resultate sich jedoch oft so stark widersprechen, dass eine Klärung der schwebenden Frage bis zum heutigen Tage noch nicht erzielt ist.

Nur dann, wenn wir auf der festen Grundlage der *Virchow*'schen Hypothese weiterbauen, dass der Organismus der höheren Thiere, zusammengesetzt aus selbstständigen Elementarorganismen, als „Zellenstaat" zu betrachten sei, werden wir entschiedene Fortschritte bei der Untersuchung der Regenerationsfrage zu verzeichnen haben.

Leider werden wir aber auch dann noch trotzdem Grenzen finden, über die wir nicht hinausschreiten können. Dass ein abgeschnittenes Bein bei den Urodelen stets in der Art sich wiedererzeugt, dass ein dem abgeschnittenen Theil entsprechendes Stück nachwächst, ist zwar höchst wunderbar, lässt sich aber doch durch mechanische Ursachen erklären. Warum aber einzelne Gliedmassen, Organe und Gewebe sich nun nach einem ganz besonderen Typus neubilden, der dem embryonalen vollständig fremd ist, können wir hierdurch allein sicher nicht ergründen. Dazu bedürfen wir anderer Hülfsmittel und das bedeutendste hat uns wohl Darwin in seinen unsterblichen Werken hinterlassen. Die anregenden Ideen dieses gewaltigen Geistes sind von seinen Schülern und Anhängern nach allen Richtungen hin ausgebaut worden und durch die Fülle der hierdurch beeinflussten Arbeiten wird es uns ermöglicht, so manches Dunkel zu lichten, das bisher undurchdringlich schien.

Vor allen hat es neuerdings Roux unternommen, die darwinistischen Grundsätze auch auf die Gewebe und Organbildung im thierischen Körper anzuwenden; hierdurch sind wir in den Stand gesetzt, wenn wir auf dem einmal eingeschlagenen Wege weiter wandeln, Resultate zu erlangen, die früher unerreichbar schienen.

Neben den Regenerationserscheinungen, welche allein durch functionelle Anpassung der Gewebe erklärt werden können, sehen wir solche auftreten, bei denen ein Verständniss nur erzielt wird durch die Betrachtung der phylogenetischen Ahnenreihe des betreffenden Thieres, und oftmals wird uns hierdurch eine fast an das Wunderbare grenzende Aufklärung der schwierigsten Verhältnisse zu Theil. So werden wir bei den Fragen, die uns hier zu beschäftigen haben, die höheren Probleme streifen und erkennen, dass vielleicht, wie Marshall einmal sagt, „früher oder später das einfache normale Wachsthum und die Regeneration, die Theilungsfähigkeit in allen ihren Phasen und verschiedenen Nuancen, als ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung, sich nur als Variationen einer Grundmelodie herausstellen werden — vielleicht, dass man einst nicht mehr sagen wird: Die Regeneration ist eine Erscheinung der Vererbung, sondern die Vererbung ist eine Erscheinung der Regeneration."

A. Die Regenerationsversuche und ihre Resultate bei den verschiedenen Thierklassen.

1. Geschichtliche Entwickelung der Regenerationsfrage in Bezug auf die wirbellosen Thiere.

Betrachten wir diejenigen Erscheinungen im Allgemeinen, welche man gewöhnlich mit dem Ausdrucke „Regeneration“ bezeichnet, so finden wir, dass in den niedrigsten Thierformen die Grenzen der verschiedenen Bedeutungen des Wortes vollständig verwischt sind.

Ein Amöbe theilt sich von selbst in mehrere Stücke und jedes derselben wird wiederum zu einem vollständigen Thier, wenn dasselbe günstige Lebensbedingungen erhält.

Dasselbe findet statt, wenn wir dieses einzellige Thierchen künstlich theilen, d. h. zerschneiden; auch dann werden allmählich die einzelnen Theilstückchen sich zu ganzen Thieren abrunden.

Diese Eigenschaft besitzen sämmtliche Zellen, deren Protoplasma keine Metamorphose erlitten hat, und die man daher als proliferationsfähige oder amöboide bezeichnet.

Auch bei den niedrigsten zusammengesetzten Thieren, den Cölenteraten, sind die verschiedenen Begriffe noch vollständig identisch.

Die Actinien pflanzen sich meistens durch Theilung fort; zerschneidet man sie in mehrere Stücke, so wird aus jedem derselben ein neues Thier, das in kurzer Zeit die Organisation des alten erlangt hat. Nach *Hogg*, *Wright* und *Warrington* wachsen kleine Stücke der Fussscheibe zu neuen Thieren heran; nach *Gosse* kommt bei manchen Formen (z. B. Anthea Cereus) freiwillige Längstheilung als Fortpflanzungsmodus vor.

Die interessantesten, wahrscheinlich an einer Corynactes genannten Actinienform gemachten Beobachtungen rühren von einer Dame, *Madame Thynne*, her: Im ersten Jahre theilten sich die Polypen über Kreuz der Länge nach in vier, häufig ungleiche Stücke, wobei die Theilung von der erweiterten Mundöffnung ausging, später fand nur Theilung in zwei oder drei Stücke, daneben aber auch Knospung statt, und zwar vollzog sich dieser Prozess so lebhaft, dass nach zwei Jahren

zwei Exemplare sich auf 278 vermehrt hatten. (*Marshall.*) *Trembley*'s höchst interessante Versuche an einem gewöhnlichen Süsswasserpolypen (Hydra) liessen erkennen, dass derselbe durch Zerschneiden in 4—6 Stücke verwandelt werden kann, ja dass sogar aus einem abgeschnittenen Tentakel ein neues Thier sich bildet. Dem berühmten Leydener Anatomen *Bernhard Siegfried Albin* entging die Tragweite dieser Versuche nicht, und aus seinen Darstellungen wird klar, dass er den innerlichen Zusammenhang der Regenerationserscheinungen wol erkannt hat. Im vorigen Jahrhundert schlossen ich an die Untersuchungen von *Trembley* noch die von *Baker* und *Rösel von Rosenhof*, die zum Theil die Angaben *Trembley*'s widerlegten. Im Uebrigen aber konnten die Experimente der Alten mit gleichem Erfolge wiederholt werden: Längs- und Querschnitte der verschiedensten Form und Grösse vereinigten ihre Schnittränder, wurden zu Hohlschläuchen, die, wie abgeschnittene Tentakeln, einen Mund bekamen, Fangarme trieben und lebenskräftig weiterwuchsen, wobei sich freilich die Arten des Süsswasserpolypen etwas verschieden verhielten; am besten eignete sich Hydra vulgaris, der gemeine graue Polyp, zu solchen Versuchen. Neuerdings hat *Marshall* es unternommen, die älteren Untersuchungen zu prüfen und durch neue hochinteressante Thatsachen ein Verständniss der Regenerationsverhältnisse dieser Thiere anzubahnen. Aus seiner eigenen Darstellung theile ich Folgendes hier mit: „Auffällig ist es, dass bei der Regeneration der Schnittstücke und auch der Tentakeln die Wachsthumsrichtung des Mutterthieres dergestalt innegehalten wird, dass an dem nach dem ursprünglichen Munde zu gelegenen Ende sich immer der neue Mund und die neuen Tentakeln bilden, während das nach der Ansatzstelle zugewendete zur neuen Ansatzstelle wird. Diese Tendenz ist so stark, dass die abgeschnittenen Fangarme, deren mit der Leibeshöhle des Thieres communicirender Hohlraum am freien Ende geschlossen ist, nicht etwa einmal an dem offenen Schnittrande Tentakeln treiben; dieser schliesst sich vielmehr und wird, während die geschlossene Spitze sich zum Munde öffnet und einen Tentakelkranz erhält, zur Ansatzbasis. Diese merkwürdige Eigenschaft, die *Allman* und *Dalyell* auch bei Meerespolypen (Tubularia indivisa) nach künstlicher Theilung beobachteten, und der ersterer den passenden Namen „Polarität" gab, dürfte vielleicht auf Vererbung beruhen, und gewinnt beim Vergleich mit der Strobilation der Scheibenquallen ein erhöhtes Interesse. In beiden Fällen sehen wir, wie quere Theilstücke des Polypen zu neuen Wesen heranwachsen können, die das eine Mal zu Quallen, das andere Mal wieder zu Polypen werden, welche beide Formen nach dem früher Entwickelten in gewissem Sinne gleich sind: in beiden Fällen wird eine Nachkommenschaft erzeugt, die entweder ausschliesslich geschlechtlich (Quallen), oder, wenn auch anfangs durch seitliche Knospen ungeschlechtlich, später durch befruchtete Eier auch geschlechtlich (Hydra) sich fortpflanzt. Irrelevant ist für diesen Vergleich auch, dass der Process an der Strobilation der Meduse freiwillig geschieht, bei dem Süsswasserpolyp aber durch experimentirende Menschenhände bedingt wird." *A. v. Heyder* macht ferner in seiner Arbeit über die Gattung Cladocera (Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien 84. Bd.) die Beobachtung, dass die Polypen der Cladocera bei langem Verweilen im Aquarium verkümmern und dann ein neues kleineres Skelett innerhalb des alten Kelches ausscheiden. Ein nahe am Kelchrande abgeschnittener Polyp bekam an seinem aboralen Ende eine neue Mundscheibe mit Tentakeln.

Die ebenfalls in das Gebiet der Regeneration fallenden Umkehrungsversuche *Trembley*'s wurden in der Neuzeit wiederholt geprüft und zwar war *Th. W. Engelmann* in Utrecht der letzte, welcher die Unhaltbarkeit der in dieser Richtung angestellten *Trembley*'schen Untersuchungen nachwies.

Die Fähigkeit, abgeschnittene Stücke wieder zu ersetzen, kommt aber auch denjenigen Formen der Pflanzenthiere in ausgiebigstem Masse zu, welche die Fähigkeit, sich spontan zu theilen, nicht besitzen.

So machte *Oscar Schmidt* mit dem Badeschwamme, welchen er in mehrere Stücke zertheilte, höchst interessante Anpflanzungsversuche an verschiedenen Küstenstrichen des Mittelmeeres. Die einzelnen Stücke rundeten sich zu vollkommenen Schwämmen ab; dem materiellen Erfolge war jedoch die Langsamkeit des Wachsthums hinderlich.

In derselben Weise bessern diejenigen Anthozoen und Hydromedusen, welche sich nicht durch Theilung fortpflanzen können und vielleicht auch die Ctenophoren die durch Zufall erlittenen Defecte aus.

Es fehlen leider über diese interessanten Punkte neuere Untersuchungen, welche, da die zarten Thiere schwer sich längere Zeit in Aquarien lebend erhalten lassen, auch wohl auf grosse Schwierigkeiten stossen dürften. *Gäde* erzählt uns in seinen Beiträgen zur Anatomie und Physiologie der Medusen (Berlin 1816), dass die Schnittfläche bei verletzten Thieren sich nach wenigen Stunden abrunde, dass die Medusen aber sonst kein grosses Reproductionsvermögen besässen. Dieselben leben jedoch fort, wenn ihnen der Magensack nicht verletzt ist.

Aehnliches beobachtete *Eimer* an Ctenophoren, welche er in mehrere Theile zerschnitt, die alle munter für sich umherschwammen, wenn sich ein Theil der sogenannten „Rippen", welche mit hyalinen Ruderplättchen besetzt sind, an ihnen befand. Nur an einer einzigen kleinen Meduse aus der Gruppe der Thaumantiaden konnte *Haeckel* neuerdings eine vollkommene Regeneration der Theilstücke nachweisen.

Nach den älteren Beobachtungen von *Réaumur, Spallanzani, Linné, Schweiger, Walch, Göze, Bernard de Jussieu, Guetćard, de Villars, Otto Friedr. Müller* u. A. m. besitzen die abgeschnittenen Strahlen der Asterien und Ophiuren nicht das Vermögen, einen neuen Körper zu reproduciren, wohl aber erneuert der Körper innerhalb kurzer Zeit die abgebrochenen Arme. Zuerst erscheint nach *Spallanzani* ein kleiner Stumpf oder eine Zunge, welche nichts weiter ist, als der Keim eines neuen Armes. *Spallanzani* beobachtete diese Vorgänge auf einer Reise an die Gestade des Mittelmeeres im Jahre 1781 und fand, dass besonders Asterias rubens eine bedeutende Reproductionskraft besässe. (Mem. de Matem. e Fisica, Verona 1782. Tom 1., p. 589.) *Dalyell* konnte bei seinen Untersuchungen an Asterias constatiren, dass die Reproductionsfähigkeit eine ganz enorme sei, dass diese Form nicht nur verloren gegangene Arme mit Leichtigkeit ersetzen könne, sondern dass auch einzelne losgelöste Arme zu ganzen Thieren regenerirten; ja es kommt nach unserem Forscher freiwillige Abtrennung und Ausweehselung von Armen vor, womit also die Regeneration zu einer wahren Fortpflanzung durch Theilung wird. Dasselbe bestätigten auch *Kowalewsky* und *Lütken*, die sogar noch eine mehrfache Art der Regeneration fanden. Am deutlichsten ist die Erscheinung bei gewissen sechsarmigen Schlangensternen (Ophiothela, Ophioctis und Ophicoma), die besonders leicht während der Jugend (Ophicoma nur während dieser Zeit), seltener später sich durch Quertheilung in 2 symmetrische Hälften zerlegen, die sich nach und nach wieder zu einem tadellosen Schlangensterne vervollständigen. Bei anderen Formen (Linckia, Ophidiaster) erscheint der Vorgang als sogenannte radiäre Theilung modificirt, indem sich die Arme nach und nach von der Scheibe trennen, und ein jeder nun von der Trennungsstelle aus eine neue Scheibe und neue Arme bildet, während die alte Scheibe selbst auch wieder Arme erhält.

Für *Haeckel* ist es bekanntlich eine ausgemachte Sache, dass die Stachelhäuter Thierstöcke oder Cormen, die Seesterne speciell Sternstöcke oder Asterocormi sind, daraus hervorgegangen, dass eine bestimmte Anzahl (meist 5) von jetzt leider ausgestorbenen Gliederwürmern einmal zu irgend einer, wahrscheinlich schon sehr lange vergangenen Zeit, denn die Echinodermen sind mit die ältesten, fossil erhaltenen Geschöpfe, mit den Kopfenden verwachsen sind; er sieht in diesen Regenerationserscheinungen, die eine Hauptstütze seiner Verwachsungstheorie bilden, einen wirklichen Generationswechsel. An der Trennungsfläche eines, wie bei Ophiactis, oft freiwillig sich abgelöst habenden Strahls sprossen zunächst die jungen Arme hervor, als Mundöffnung fungirt das offene Rissende des Strahlenarmes; erst wenn die neuen Strahlen eine gewisse Länge erreicht haben, bildet sich die Scheibe, in deren Mitte dann das Darmende als Mund rückt. Ein solcher regenerirender Seestern hat natürlich im Anfange ein einigermassen barockes Ansehen, indem er einen Arm von normaler Länge und 4 kurze hat. *Haeckel* bezeichnet diese Form sehr passend als „Kometenform". Am umfassendsten wurde diese Art der Regeneration (Schizogonie) von *Simroth* bei einem kleinen Schlangenstern (Ophiactis virens) verfolgt: An der Bruchstelle verschliesst sich die Wunde durch die nach unten überwachsende Rückenhaut, während die Neubildungen von Organen an der Bauchseite ihren Ursprung nehmen; bei der Querruptur der Scheibe werden nur deren feste Elemente symmetrisch getheilt, alles Uebrige, Magen, Gefässe, Nerven etc. werden ganz unregelmässig zerrissen. Diese Theilung aber als eine Form des Generationswechsels aufzufassen, ist nach *Simroth* nicht recht zulässig, weil Exemplare von jeder Grösse und jedem Alter diesem Processe unterliegen. (*Marshall.*)

Ueber die höchst interessanten Vorgänge, welche sich bei den Holothurien finden, scheint den älteren Autoren Nichts bekannt gewesen zu sein. Erst durch *Baur* und *Dalyell* [1]) erfahren wir Näheres über die bekannte Fähigkeit der Synapta digitata, sich freiwillig in zahlreiche Stücke quertheilen zu können. Letzterer machte ausserdem noch sehr eingehende Beobachtungen über die Regeneration verstümmelter Holothurien, welche *Semper* [2]) zum Theil durch eigene Experimente bestätigen konnte.

Semper erzielte vor Allem an der kleinen, sehr zählebigen Holothuria scabra Jäger mehrfach ähnliche Resultate.

Höchst wunderbar ist die Fähigkeit aller Stichopus und einiger Colochirus-Arten, gereizte Theile ihrer Haut lokal abzulösen und die Eigenschaft gänzlich isolirter Hautstückchen, ebenfalls auf mechanische Reize durch weitere Auflösung oder Zerfliessen zu antworten, was *Semper* durch die eigenthümliche Innervation erklärt.

Ueber das Ausstossen der *Cuvier*'schen Organe und die Regeneration derselben sagt *Semper* Folgendes:

„Nachdem mehrere Exemplare dieser Species (Holothuria scabra Jäger), in meine Schalen gesetzt, ihren Darmcanal mit den Geschlechtsorganen, Gefässen und der linken Lunge völlig ausgestossen hatten, wechselte ich das Wasser und liess sie nun, unter täglich einmaligem Wechseln des Wassers, ruhig leben. Kurz nach dem Ausstossen sahen diese Thiere elend genug aus, aber doch ging fast Keines zu Grunde. Sie begannen nach kurzer Zeit trotz des Mangels des Tractus das Spiel ihrer Athembewegungen, die sich durchaus regelmässig, wie bei gesunden Thieren wiederholten. Die Mehrzahl derselben öffnete ich nach 2—3 Tagen, sie hatten alle ihren Darmcanal dicht hinter dem Wassergefässring abgetrennt, ein einziges Exemplar liess ich länger leben. Am neunten Tage öffnete ich auch dieses und fand nun in

[1]) *Dalyell,* Powers of the Creator, Vol. I. 1851 p. 49 cqq. (Ueber Thyone fusus und Ocnus lacteus).

[2]) *Semper,* Reisen im Archipel der Philippinen. II. Theil I. Band. Holothurien pag. 200. Wiesbaden 1868.

ihm den Darmcanal vollständig in typischer Gestalt wiedergebildet; doch war er noch etwas dünn und gänzlich leer, wie nicht anders zu erwarten stand, da in der Schale durchaus kein Sand vorhanden war. Auch die linke Lunge hatte sich schon wieder gebildet, war aber noch klein; von Geschlechtstheilen war noch keine Spur zu sehen."

Bei den verschiedenen Classen, welche gemeiniglich mit dem Namen der „Würmer" bezeichnet werden, ist das Regenerationsvermögen am ausgeprägtesten und am besten untersucht bei den Anneliden, obgleich es auch, wie ich mich selbst überzeugen konnte, in hohem Grade den Plattwürmern, besonders den Turbellarien zukommt.

Bei den Cestoden fällt wie bekannt die Reproduction mit dem Wachsthum oder der Fortpflanzung vollkommen zusammen, da die von Zeit zu Zeit abgestossenen geschlechtsreifen Glieder sich fortwährend durch den Vorgang der Strobilation erneuern.

Die Anneliden endlich besitzen im Allgemeinen ein ausserordentlich grosses Reproductionsvermögen; dasselbe ist jedoch ebenso wie bei anderen Classen bei den einzelnen Arten verschieden, und einigen fehlt sogar die Fähigkeit, verlorene Theile wieder zu erzeugen, vollständig.

Sehr beachtenswerth sind hierfür die älteren Arbeiten von *Réaumur*, *Treviranus*, *Spallanzani* *Schweiger*, *Müller*, *Rösel* und besonders *Bonnet*, die zum Theil ganz ausgezeichnete Beobachtungen enthalten. Hierdurch erfahren wir, dass grosse abgerissene Stücke des Schwanzes von Nereis sich vollständig wiedererzeugen, ja das abgeschnittene Theile ganze Individuen regeneriren. *(Müller.)*

Bei Naiden wächst das abgeschnittene Kopf- und Schwanzende mehr als zwölfmal nach *(Rösel, Bonnet)*, aber das abgeschnittene Kopf- oder Schwanzende muss nach *Bonnet*, um zu einem ganzen Wurm heranzuwachsen, wenigstens eine Länge von $1^1/_2$ Linien haben, wogegen man den Körper selbst in 4—6 und mehrere Stücke theilen kann, welche alle sich zu ganzen Thieren auszubilden im Stande sind.

Auch bei den Regenwürmern kann man sowohl den Kopf wie den Schwanz ohne Gefahr für das Thier abschneiden, da sich dieselben innerhalb kurzer Zeit erneuern, nur darf man kein zu grosses Stück des Kopfes abnehmen *(Spallanzani, Bonnet)*. Schneidet man einen Regenwurm in der Mitte quer durch, so sollen zwei neue Würmer entstehen, doch bildet sich der Schwanz an dem Kopftheil bedeutend schneller, als der Kopf am Schwanztheile. Auch ein ausgeschnittenes Mittelstück wird zu einem neuen Wurme.

Nach *Spallanzani* geschieht die Regeneration nicht durch die Entwickelung neuer, sondern durch die Auswickelung der älteren Ringe — eine Ansicht, welche durch die eigenthümlichen Anschauungen seiner Zeit erklärt wird.

Noch eingehendere Untersuchungen wurden von *Bonnet* [1]) über die Regeneration einiger Würmer des süssen Wassers gemacht: besonders über Lumbriculus und seine Verwandten, welchen in noch bedeutend höherem Masse die Fähigkeit, verloren gegangene Theile zu reproduciren, zukommt, als den vorhergenannten Anneliden. *Bonnet* beobachtete sogar, dass sich diese Würmer zu gewissen Zeiten des Jahres, im Mai und Juni, spontan durch Theilung fortpflanzen.

Den Blutegeln scheint dagegen das Regenerationsvermögen vollständig zu fehlen, wie wir aus den älteren Angaben von *Schweiger* und *Johnson* [2]) erfahren.

Zu wiederholten Malen wurde auch bei den Anneliden die Möglichkeit eines Ersatzes des

---

[1]) *Bonnet*, Collection complete des oeuvres. Neuchatel 1781.

[2]) A treatise on the medical leech. Edinburgh 1816.

verloren gegangenen Kopfes bezweifelt, bis *Dugés* [1]) durch treffliche Versuche dieselbe definitiv nachwies.

Quatrefages, [2]) auch hiedurch noch nicht zufriedengestellt, wiederholte im Jahre 1865 die Experimente, gelangte aber zu demselben Schlusse, dass bei den Regenwürmern nach Fortnahme der vorderen Körpersegmente, welche den Schlundring und die ersten Ganglien enthalten, der Kopf sich mit allen diesen Organen wieder bildet.

Nach den Beobachtungen von *Leidy* [3]) pflanzt sich Stylaria fossularis (Nais) den Sommer über ausschliesslich durch Theilung fort; erst im Herbst, wo die Fähigkeit dieser ungeschlechtlichen Vermehrung erlischt, bekommen die Individuen zwitterhafte Geschlechtsorgane. Auch *Newport* [4]) bestätigt die Angaben von *Bonnet* und *Spallanzani* über das Reproductionsvermögen von Lumbricus terrestris und *Maier* [5]) von den Naiden. Letzterer gelangt zu der Erkenntniss, dass diejenigen Theilstücke der Naiden, welche zu ganzen Thieren auswachsen können, mindestens immer ein Ganglion und einen Abschnitt des Blutgefässsystems in sich einschliessen müssen. —

Ueber dieselben Verhältnisse bei Meeresanneliden finden sich nur wenige Untersuchungen. *van Beneden* [6]) macht die Beobachtung, dass Serpulaceen und andere Kopfkiemer nicht bloss die verloren gegangenen Tentakel wieder ersetzen, sondern mitunter auch in scheinbar leeren Röhren aus kleinen Bruchstücken wieder zu ganzen Thieren auswachsen.

Ich selbst hatte Gelegenheit, bei einer Spirographis, welche in meinem kleinen Seewasseraquarium durch einen Zufall ihrer Tentakel beraubt war, den ersten Beginn der Neubildung zu beobachten; leider ging das Thier, wahrscheinlich in Folge von Nahrungsmangel, zu früh zu Grunde, als dass ich weitere Beobachtungen an demselben hätte machen können.

Macdonald [7]) erzählt uns ferner, dass er bei Gelegenheit der Untersuchung des sogenannten Palolowurmes die auffallende Thatsache bemerkt habe, dass alle seine Exemplare des Kopfendes entbehrten; er hält dies nicht für zufällig, sondern glaubt vielmehr an eine bei bestimmten Gelegenheiten normal auftretende Trennung, an einen der Abstossung der Proglottiden ähnlichen Vorgang.

Ferner existirt noch eine Mittheilung von *Quatrefages*, [8]) dass er in der Sammlung des Pariser Museums einen Wurm (Diopatra uncinifera) mit neugebildetem Vorderende gefunden habe, und dann eine Arbeit von *Kinberg*, [9]) in welcher eine Amphinomee (Lycaretus neocephalicus) beschrieben wird, an der er gleiche Verhältnisse beobachtete.

Ehlers [10]) endlich beschenkte uns im Jahre 1869 mit einer vortrefflichen Arbeit über den anatomischen Befund bei zwei neugebildeten Köpfen von Diopatra fragilis.

Bis vor Kurzem standen wir in Bezug auf die Kenntniss der Regenerationsvorgänge bei

---

[1]) *Dugés*, Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches. Annales des scienc. nat. 5. XVI 1828. p. 316.

[2]) *Quatrefages*. Histoire naturelle des Annelées. T. I. 1865. p. 126, Note 3.

[3]) *Leidy*, A flora and fauna within liv. Anim. Smithson. Contrib. V. p. 11 Anm.

[4]) *Newport* Ann. nat. hist. XIII. 1854. p. 423.

[5]) *Maier:* Verhandl. d. naturf. Vereins d. preuss. Rheinlande. Bd. XVI. S. 43 ff.

[6]) *van Beneden*, Comptes rendus. T. 49. p. 453. 1859.

[7]) *Macdonald*, Ann. of nat. soc. 1859.

[8]) *Quatrefages*. Histoire naturelle des Annelées. T. I. p. 121, 342.

[9]) *Kinberg*, J. G. H. Om regeneration af hufvudet och de främre segmenterna hosen Annulat. Oefversigt af kongl. Vetenskaps Akademiens Förhandlingar 1867 N. 2. p. 53.

[10]) *E. Ehlers*. Die Neubildung des Kopfes und der vorderen Körpertheile bei polychaeten Anneliden. Erlangen 1869.

den Anneliden noch so ziemlich auf dem Standpunkte, den *Bonnet* in dieser Frage eingenommen hat, bis wir denn durch die bahnbrechenden Arbeiten von *Claus, Tauber* und *Semper* über die Knospung der Naiden zu der Ansicht geführt wurden, dass Knospung und Regeneration nur graduell, nicht principiell verschiedene Bildungsweisen sind. Auch *Bülow* hat in seiner Arbeit [1]) höchst interessante Mittheilungen über die histologische Organisation des Schwanzendes von Lumbriculus gegeben; vorher hatte er in seiner Abhandlung über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern [2]) die allgemeinen Regenerationsverhältnisse des Lumbriculus in der exactesten Weise dargestellt, ohne jedoch näher auf die histologischen und histogenetischen Fragen dabei einzugehen. Aus diesen Arbeiten sollen nur die allerwichtigsten Punkte hervorgehoben werden, da sie ja wohl den sämmtlichen Fachgenossen bekannt sein werden.

Nach Beobachtungen vom 13. Juli bis Anfang October waren im Durchschnitt nur 7 % nicht regenerirte Thiere vorhanden. Spontane Theilungen wurden auch im Aquarium beobachtet, so dass *B.* die Ansicht ausspricht, dass bei Lumbriculus neben der geschlechtlichen Fortpflanzung auch eine ungeschlechtliche durch einfache freiwillige Quertheilung (Schizogonie) vorkomme. Dabei wird im Gegensatz zum Verhalten der Naiden und Syllideen vor der Theilung keine Knospungszone gebildet

Das neue Hinterende entsteht als ein kleiner Wulst, der ganz aus neuen Zellen gebildet erscheint und über und über flimmert. Die Knospe wächst, die Flimmerung verschwindet wieder, und nach und nach beginnt die Segmentirung. Auch der neue Kopf legt sich als ungegliederte Knospe an, in der erst später die Segmentation eintritt. Während die Zahl der regenerirten Schwanzsegmente eine ganz unbestimmte ist, erreicht der regenerirte Kopf nur eine beschränkte Grösse. Bei einer freiwillig vor sich gehenden Theilung werden 10 neue Segmente erzeugt, zwei vordere borstenlose, den Mund umschliessende, und acht borstentragende, der contractilen, blind endigenden Gefässanlage entbehrende. Es scheint daher berechtigt, diese Segmente als „Kopfsegmente" in Anspruch zu nehmen. Schneidet man von den Kopfsegmenten eine bestimmte Zahl ab, so wird stets die gleiche Zahl regenerirt, während die abgeschnittenen nicht lebensfähig sind. Sobald jedoch an den Kopfsegmenten auch nur 1½ oder 2 Rumpfsegmente sich befinden, kann ein neues Schwanzende gebildet werden.

Von höchster Wichtigkeit ist vor allem das Auftreten besonders scharf abgegrenzter Keimschichten am Schwanzende, welche den embryonalen Keimblättern zu vergleichen sind. Dann treten in der mittleren Keimschicht, welche ihren Ursprung sowohl aus dem Ektoderm, wie aus dem Entoderm nimmt, zwei Mesodermkeimstreifen auf, welche sich früher gliedern, als die zugleich sich bildende neurale Ektodermverdickung. Das gesammte Bauchnervensystem mit den „Spinalganglien" entsteht aus dem Ektoderm; die Muskelplatten und die sonstigen muskulösen Elemente sind dagegen mesodermalen Ursprungs; ebenso Segmentalorgane, Leberzellen und Blutgefässsystem. Die Borsten und die nervösen Seitenlinien kommen aus dem Ektoderm, ihre Nebenapparate (Muskulatur und Borstentaschen) aus dem Mesoderm. Eine Vergleichung dieser Entwickelungsvorgänge mit den im Embryo sich vollziehenden lässt nach *Bülow*'s Meinung folgende Behauptung rechtfertigen: Die drei wohl unterscheidbaren Schichten im normalen, wachsenden Afterende der Anneliden, die caudalen oder Schwanzkeimschichten, sind den embryonalen Keimblättern dynamisch

[1]) *Bülow.* Die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von Lumbriculus variegatus, nebst Beiträgen zur Anatomie und Histologie dieses Wurmes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. H. 1. pag. 64 ff.

[2]) Separatabdruck aus d. Arch. für Natgesch. 49. Jahrg. No. 1.

gleichwerthig da sie dieselben, Organe bilden, wie diese. Nur in der Entstehung der Mesodermschicht als des ersten Differencirungsproductes der primären zwei Schichten, ist eine Modification eingetreten; sie nimmt nicht mehr, wie beim Embryo aus dem Entoderm ihren Ursprung, sondern aus der Stelle, wo äussere und innere caudale Schicht in einander übergehen. Kurz: bei den Oligochaeten sind caudale und embryonale Keimschichten dynamisch gleichwerthige Primitivorgane." Auch mit den Processen, wie sie von *Semper* bei der Knospung der Naiden geschildert werden, vergleicht *Bülow* die eben angegebenen Vorgänge, da er sehr wohl erkannt hat, dass Knospung und Regeneration nur graduell, nicht principiell verschiedene Bildungsweisen sind. Er stellt seine Hypothesen kurz so zusammen: „Die histologischen Vorgänge bei der Bildung der einzelnen Organe im wachsenden Schwanzende und in sich regenerirenden Theilen des Annelidenkörpers sind denjenigen gleich, welche bei seinem Aufbau im Embryo stattfinden." In wiefern dieser Satz auch auf andere Thiergruppen ausgedehnt werden kann, lässt *Bülow* dahingestellt bleiben.

Weder bei den Polychaeten, Hirudineen, Cestoden, Trematoden, Gephyreen und anderen zu den Würmern gerechneten Thieren ist ein derartig grosses Regenerationsvermögen bemerkbar, wie bei den Oligochaeten, auch bei den Tunicaten ist dasselbe bisher noch kaum beobachtet worden. Dagegen fallen uns wieder die Bryozoen in die Augen, bei welchen zeitweise nach *Claparède* und *Nitsche* eine eigenthümliche Regeneration in den verödeten Zellen eintritt, die mit der Knospung viele Aehnlichkeit besitzt. Auch den Nemertinen kann der Rüssel nach *Mc. Intosh* oftmals wieder wachsen, während das Reproductionsvermögen des übrigen Körpers ziemlich gering ist. In seiner grossen Monographie der Pantopoden macht *Dohrn* ferner aufmerksam auf die bedeutende Regenerationsfähigkeit dieser kleinen spinnenähnlichen Seethiere.

Unter den Arthropoden herrscht in Bezug auf die Regenerationsfähigkeit ein grosser Unterschied bei den verschiedenen Gruppen. Hochinteressant sind die Mittheilungen von *Huxley* [1]) und *Frédéricq* [2]) zu denen *Dewitz* [3]) einige kritische Bemerkungen hinzufügt. Während die Regeneration abgestossener Beine bei Krabben und beim Flusskrebs bereits bekannt war, lenkten diese Forscher die Aufmerksamkeit auf das spontane Abzuwerfen der Scheeren und Beine bei Krabben und dem Flusskrebs. Nach *Frédéricq* beruht das Abwerfen der Beine auf einer Reflexbewegung; das Festhalten des Beines allein bewirke keineswegs das Abwerfen, sondern nur ein Reizen der Empfindungsnerven durch starkes Drücken, Durchschneiden des Gliedes auf chemischem oder electrischem Wege und endlich die Anwendung von Wärme. Durch diesen Reiz werden gewisse Muskeln reflektorisch in Thätigkeit versetzt und rufen den Bruch des Beines hervor. Während *Frédéricq*'s Experimente am Flusskrebs misslangen, wiederholte *Dewitz* dieselben gerade an diesem Thiere und konnte constatiren, dass auch der Flusskrebs im Stande sei, die Scheeren abzuwerfen, doch ebenso wie nach *F.* die Krabben, nur infolge eines starken Reizes; nicht, wie *Huxley* sagt, infolge blossen Festhaltens. Die Anwenduug von heissem Wasser blieb erfolglos, dagegen bewährte sich das Durchschneiden der Scheere oder die Versengung durch eine Flamme. Nach dem Experiment geräth das Thier in Zuckungen und entledigt sich des verletzten Beines. Die Abtrennung findet stets da statt, wo die Scheere sich auch bei todten (gekochten) Krebsen am leichtesten ablösen lässt.

---

[1]) Der Krebs. Internationale wissenschaftliche Bibliothek Bd 48. 1881. p. 32.

[2]) Sur l'autonomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défénse chez les animaux. Archives de zool. expérimentale. 2me Sér. T. 1. 1883. p. 413—26.

[3]) Ueber das Abwerfen der Scheeren des Flusskrebses. Biologisches Centralblatt. Bd. IV. No. 7. p. 201.

Réaumur [1]) hat zuerst die Thatsache entdeckt, dass dem Flusskrebs abgeschnittene oder ausgerissene Beine, Scheeren und Antennen leicht wieder wachsen. Der Stumpf wird zuerst von einer röthlichen Haut bedeckt, welche sich allmählich zu einem kleinen Kegel erhebt, in dem dann die weitere Differenzirung vor sich geht.

Weitere Beobachtungen sind hierüber nur noch einige wenige gemacht worden; so finde ich im Zoological Journal Nr. 12, 1828 eine Bemerkung, dass *C. Heineken* zu Funchal auf Madeira Versuche und Beobachtungen über die Regeneration der Füsse bei Krebsen und Spinnen gemacht hat.

Nach *M. Culloch* (im Edinb. Journal 1820) sollen die Krabben an einer besonderen Naht ihre Glieder abwerfen und wieder reproduziren, beides aber nur an dieser Stelle. *Heineken* untersucht diese Angaben und erstattet Bericht über seine Versuche an Krabben und Spinnen, wobei er zu dem endgültigen Schluss kommt, dass eine Reproduction bei diesen Thieren nur dann möglich ist, wenn dieselben sich noch häuten, d. h. wenn sie noch nicht ganz ausgewachsen sind. Ganz fertige Blattae, Forficulae, Acridia reproduziren die Fühlhörner nicht, wohl aber die Onisci.

In Spanien soll man von einer Krebsart, Boccace genannt, nur die Scheeren geniessen; die derselben beraubten Thiere werden lebendig wieder in's Wasser geworfen und sollen die Scheeren in Kurzem wieder erlangen.

Dalyell hatte mehrere Taschenkrebse in einen Behälter gesetzt und bemerkte, dass die stärkeren über die schwächeren herfielen und sie ihrer Extremitäten beraubten. Einen Taschenkrebs, der nur noch 3 Beine hatte, isolirte er und bemerkte zu seiner grössten Verwunderung, dass derselbe nach der bald darauf eingetretenen Häutung alle 10 Füsse besass; dieselben hatten sich unterhalb des alten Panzers neu gebildet.

Ueber die Regeneration der Insecten, Arachniden und Myriapoden ist ausser der angeführten Mittheilung von *Heineken* nichts bekannt.

Grossen Streit und gewaltige Aufregung verursachten andererseits die an den Mollusken angestellten Experimente.

Da indessen in diesem Jahre eine eingehende Arbeit meines Freundes Dr. *J. Carrière* [2]) über diesen Gegenstand erschienen ist, die mit besonderem Fleisse die historische Entwickelung der Regenerationsversuche behandelt, so kann ich mich hierüber sehr kurz fassen.

Auch hier ist es wieder *Spallanzani*, welcher die erste Anregung zu ernsteren, consequent durchgeführten Versuchen gegeben hat. Nach seinen Experimenten regeneriren sich bei den Landschnecken nicht nur die abgeschnittenen Tentakel mit den Augen, sondern auch die Köpfe mit allen ihren Bestandtheilen, „die Regeneration findet statt, ob man den Kopf vor oder hinter dem Gehirn abschneidet, da in letzterem Fall das Gehirn sich ebenfalls neu bildet."

[1]) *Réaumur:* Mémoires pour servir a l'histoire des Insectes.

[2]) Studien über die Regenerations-Erscheinungen bei den Wirbellosen. I. Die Regeneration bei den Pulmonaten von *Justus Carrière*, mit 2 Tafeln. Würzburg. Staudinger. 1880.

Nach *Spallanzani* erzielte *Schäffer* in grösserem Masse günstige Resultate. Auch *Roos*, *Lavoisier*, *Otto Friedrich Müller*, *Voltaire*, Pater *Scarella* in Brescia, Abbé Troilo in Modena, *Bonnet*, ein Anonymus, der Genfer Bibliothekar *Senebier*, *Sanders* in Karlsruhe, stellten sich auf die Seite *Spallanzani*'s, für welchen ihre Erfolge sprachen.

Unter die Gegner *Spallanzani*'s sind zu zählen: *Adanson*, *G. Wartel*, *Schröter*, *Valmont de Bomare*, *Cotte*, *Murray*, *Argenville*, *Abildgaard* und *Presciani*. Vor und während der Publikation seiner vervollständigten Versuche in den Mem. di Matematica e Fisica della Società Italiana Tom. I und II. traten nun noch folgende Kämpfer für *Spallanzani* auf: *Pratolongo*, *Girardi*, und *Caldani*. Ein sehr unbefangener Beobachter, *A. F. Schweigger*, kommt in seinem Handbuche der Naturgeschichte etc., nachdem er die eigenen Präparate *Spallanzani*'s betrachtet, zu dem Schluss, dass derselbe sich in Bezug auf die Wiedererzeugung des Schlundringes getäuscht habe, da sich nachweisen lasse, dass *Spallanzani* denselben fast nie verletzt habe. —

Carrière macht nun besonders darauf aufmerksam, dass die Jahreszeit eine grosse Rolle bei der Regeneration spiele, man dürfe keine Schnecken zu den Versuchen verwenden, welche eben erst den Winterschlaf durchgemacht haben, da dieselben zu schwach seien, um eine derartige Verletzung zu ertragen und auszubessern.

Zu den Versuchen eignen sich besonders H. hortensis, nemoralis und H. pomatia, während H. fruticum und besonders H. arbustorum sehr empfindlich sind. Nacktschnecken eignen sich nicht, da sie sich zu schwer in kleineren Gefässen halten lassen.

Im günstigsten Falle regenerirt H. hortensis die Augen nach 50—60 Tagen vollkommen.

„Es bildet sich nach dem Typus der embryonalen Entwickelung zuerst eine Einstülpung des Epithels, dann entsteht eine rundliche Blase, welche noch durch einen äusserst kurzen, hohlen Stiel mit dem Epithel zusammenhängt. Hierauf wird zunächst die Einstülpung geschlossen, indem das Epithel über derselben zusammenwächst.

Mit dem fortschreitenden Wachsthum gehen wichtige Umbildungen in der Augenblase vor. Sie selbst löst sich von dem Epithel vollständig ab und gleichzeitig lässt sich eine Differenzirung ihrer bisher ziemlich gleichartigen Zellen in zwei Gruppen erkennen, Hand in Hand gehend mit dem ersten Auftreten des Pigmentes.

Ein wichtiger Bestandtheil des Auges, welcher in den früheren Stadien noch fehlte, tritt jetzt auf, indem von hier an sich in den Augenblasen auch eine Linse vorfindet.

In dem Verhältnisse, wie die Augenblase wächst und sich vergrössert, tritt auch die Umbildung der ursprünglichen Epithelzellen zu den charakteristischen Bestandtheilen des Helix-Auges schärfer hervor und beide Zellformen nähern sich mehr und mehr ihrer normalen Gestalt."

Die Hauptresultate der Arbeit *Carrière*'s sind:

1. Mit dem Schlundring abgetrennte Köpfe werden nicht regenerirt.
2. Die Regeneration des Epithels geht in derselben Weise vor sich, wie bei den Wirbelthieren.

3. Abgetrennte Organe, wie z. B. das Auge, erlangen bei ihrer Neubildung genau denselben Grad der Vollkommenheit wieder, den sie im normalen Zustande vor der Operation besassen.
4. Die Bildung des Auges bei der Regeneration findet genau in der gleichen Weise statt, wie bei der embryonalen Entwickelung.

Höchst interessant ist ferner eine biologische Eigenthümlichkeit, welche verschiedenen tropischen Schnecken aus der Gattung Helicarion[1]) zukommt; dieselben werfen nämlich, wenn sie gereizt werden, einen Theil ihres Fusses spontan ab und regeneriren denselben wahrscheinlich innerhalb sehr kurzer Zeit. Jedenfalls dient dieses Abwerfen des Fusses den Thieren in ähnlicher Weise zum Schutze, wie den Eidechsen die leichte Brechbarkeit ihres Schwanzes.

Erwähnen muss ich noch die ausserordentlich merkwürdige Regeneration des Hectocotylus bei einigen Cephalopoden, ohne mich jedoch näher auf dieselbe einzulassen, da wir es hier mit einem rein physiologischen Vorgang zu thun haben.

Die Uebersicht über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen wäre hiemit geschlossen. In hohem Masse ist die Fähigkeit, verloren gegangene Theile des Körpers wieder zu erzeugen, den niederen Thieren eigen, und oft wachsen die wichtigsten Organe in kurzer Zeit zu der ursprünglichen Grösse und Vollkommenheit heran.

Dass bei denjenigen Thieren, welche sich durch spontane Theilung fortpflanzen, die Reproductionskraft eine bedeutend grössere ist, wie bei den nächsten Verwandten derselben, welche diese Eigenschaft nicht besitzen, ist ganz natürlich; ebenso wird das weniger hoch organisirte Thier leichter regeneriren, wie ein höher organisirtes.

Dann machen wir schon bei den wirbellosen Thieren die überraschende Entdeckung, dass den im Wasser lebenden Thieren eine grössere Reproduktionskraft zukommt, als denjenigen, welche reine Landbewohner sind.

Wir haben ferner gesehen, dass die Temperatur im Allgemeinen, die Jahreszeit im Besonderen eine bedeutende Rolle hierbei spielen.

Von noch allgemeineren Grundsätzen, welche wir durch die Betrachtung der Regenerationsverhältnisse bei den Wirbellosen gewonnen haben, werden wir folgenden für dieselben Verhältnisse bei den Wirbelthieren sehr wohl benützen können:

> Je weniger complicirt die verloren gegangenen Theile gebaut sind, desto leichter regeneriren sie.

Ein sehr wichtiger Satz, den uns die interessanten Verhältnisse bei der Regeneration der Würmer erkennen liessen, bei denen sich der Schwanztheil bedeutend rascher und vollständiger regenerirt, als der Kopftheil.

---

[1]) *Semper*, Reisen im Archipel der Philippinen. II. Theil, Band III, Heft I.

Geschichtliche Entwickelung der Regenerationsfrage in Bezug auf die Wirbelthiere, besonders Amphibien und Reptilien.

Schon den alten Griechen und Römern war die merkwürdige Naturerscheinung bekannt, dass einzelnen Wirbelthieren abgeschnittene oder verloren gegangene Gliedmassen wieder nachwachsen.

Der Altmeister der Naturwissenschaften, *Aristoteles*,[1]) kannte diesen Vorgang bei den Eidechsen und Blindschleichen (serpentes) und bemerkt nachträglich, dass Einzelne behaupten, auch bei den jungen Schwalben würden die ausgestochenen Augen wiedererzeugt.

Sein minder geistreicher Interpret und Abschreiber *Plinius*[2]) *der Jüngere* behauptet dasselbe, und fügt hinzu, dass bei den Eidechsen auch doppelte Schwänze vorkommen (lacertis inveniuntur et geminae).

Erst im Mittelalter finden wir dann wieder einige Bemerkungen über die Regeneration und zwar ist es *Hieronymus Cardanus*,[3]) welcher zuerst die Angaben der berühmten Naturforscher des Alterthums prüft und weiter ausführt: „Proprium videtur esse animalibus a putredine genitis, quae insecta sint, ut praecisa membra illis renascantur: ut caudae serpentum et lacertorum, chaelae cancrorum, oculi hirundinum certe, et ut multi existimant etiam serpentum. Causa hujus est quod imperfecta sunt: unde non hirundinibus, sed pullis hirundinum oculi renascantur, et in foetibus etiam persaepe dum in utero sunt membra oblaesa restaurantur. Medici ob id quod humidiora sunt dicerunt. Forsan utraque causa vera dici potest. In genere igitur insectorum erunt testudines et crocodili, et chamaeleontes, et quaecumque quadrupeda ex ovis, ut pisces vel volucres, ut inferius demonstrabimus, generantur, sed ob naturae imperfectionem. Igitur his ex talibus, membra praecisa restaurantur, ignobilis enim natura ovi et seminis, vestigium vix in his discernitur."

Ferner finden sich einige Bemerkungen bei *J. B. Porta*,[4]) der viele Eidechsen mit doppeltem und dreifachem Schwanze gesehen hat, von denen er annimmt, dass sie durch Zwillingsbildungen entstanden seien („ne alio modo natas possibile est esse, nisi ex dilecythis ovis[4]).

In derselben Weise spricht sich *Aldrovandus*[5]) aus: „Saepe etiam lacertae duabus et tribus caudis refertae nascuntur, quas vulgus ludentibus favorabile esse nugatur. Quae monstra

[1]) *Aristotelis* historia de animalibus, Julio Caesare, Scaligero interprete, cum ejusdem Commentariis. Tolosae MDCXIX. lib. II c. XX p. 278.

[2]) *Plinii* secundi historia mundi. Lib. XXXVII. Lib. XI c. L. de caudis.

[3]) *Hieronymi Cardani* Mediolanensis, medici, de subtilitate. Lib. XXI. Lugduni MDLXXX lib IX. p. 371.

[4]) *Jo. Baptistae Portae* Neapolitani magiae naturalis libri viginti. Rhotomagi MDCL lib. II. De variis animalibus gignendis Cap. XVIII. Serpentes pluris capitibus candibusque.

[5]) *Ulyssis Aldrovandi* patritii boloniensis de quadrupedibus digitatis oviparis. lib. II. Bononiae MDCXXXXV. p. 630—631 u. 635—636, und desselben Historia monstrorum MDCXLII. Cap.VIII, p. 593—96.

non ab alia causa, nisi ab ovis dilecythis, id est, geminis dimanare possunt. Verum magis admiranda fuit lacerta quadricauda, quae anno Domini 1596 nobis dono data fuit. Etenim longior cauda tres alias tanquam ramusculos producebat. Quod monstrificum animal ex abundantia materiae natum fuisse existimamus, et praecipue, quoniam ceterae corporis partes justo grandiores erant.“ Und ferner in seiner Historia monstrorum:

„Hactenus de prava caudarum conformatione actum sit; modo de earum geminatione et multiplicatione nonnulla sunt punderanda. Etenim, licet vitulis, agni et canes duabus caudis referti raro observantur; nihilo minus in alio animantium genere, nimirum in lacertis caudarum multiplicatio saepe conspicitur. Namque lacertas bicaudas, tricaudas et quadricaudas conspicati sumus quas vulgus postea insultissime ludo favorabiles praedicat. Has autem caudas a nulla alia causa prodire posse. nisi ab ovis delecythis *Joannes Baptista Porta* in Magia naturali opinabatur. Has lacertas monstrificas in icone II spectandas lectori exhibemus. Sed inter alias magis admirabilis fuit lacerta quadricauda, quae anno post sequimillesimum nonagesimo sexto nobis dono data fuit.“

Dann folgt *Albertus Magnus*[1]), dessen Ausführungen ich ebenfalls hier nach dem Originaltext folgen lasse: „Oculi autem serpentis a principio nativitatis sunt humiditatis incompletae, cujus major pars est in capite non adunata ad locum oculi: et illa quae est in capite, est spiritus formativus et formativa virtus oculi: et ideo si pungantur parvi et jam nati serpentis oculi, recrescunt propter eandem causam. Cauda vero serpentis generatur maxime de humido cibali, sicut et cauda lacertae: et est corpus ejus simile ei quod non indiget diversitate spiritus formantis et virtutum formantium varietate: sed formatur unum membrum ex alio sibi simili: et ideo cauda serpentis abscissa, iterum recrescit sicut et cauda lacertae: et in omnibus similium complexionum membris et animalibus, istud invenitur, nisi membra principalia, quae figura et virtute differunt ab aliis, fuerint amputatae, sicut est caput, cor, stomachus et hepar et ejus modi; et haec quidem de compositione corporum serpentum universaliter hic, quamvis etiam in antehabitis libris ista sint ostensa.“

Johannes Johnstonus[2]) erwähnt in seiner Naturgeschichte die Angaben seiner Vorgänger und schliesst sich der Meinung an, dass die doppelten Schwänze Missbildungen seien. Er gibt auch die erste Abbildung eines regenerirten Schwanzes.

Conrad Gesner,[3]) oder wie er mit Vorliebe genannt wird, „der alte Gesner“ kennt die merkwürdigen doppelschwänzigen Eidechsen nur aus den früheren Werken und aus einer Abbildung, welche ihm von einem Arzt aus Meissen, *Jo. Kentmanus*, zugesandt wurde.

---

[1]) *Beati Alberti magni*, Ratisbonniensis episcopi, ordinis praedicatorum de animalibus, lib. XXVI operum t. 6. Lugduni MDCLI. lib. XXV, p. 662.

[2]) *Joannes Johnstonus* M. D. Historiae naturalis de quadrupedibus libri cum Aeneis figuris. Amstelodami MDCLVII. t. I lib. IV c. II art. I u. art. II, p. 134 tab. L XXVII.

[3]) *Conradi Gesneri Tigurini*, med. et phil. professoris in schola Tigurina, historiae animalium lib. II, qui est de quadrupedis oviparis. Francofurdi MDCLXXXVI. p. 34.

Der Reisende *Georg Maregrav*[1]) erzählt uns von brasilianischen Eidechsen, die in ihrer Heimath Tejuguacu und Temapara genannt werden. Sie verlieren ihren Schwanz leicht, aber ebenso leicht wächst er ihnen nach.

Eine besondere Art glaubt er in der Ameiva genannten Form entdeckt zu haben, welche stets einen gespaltenen Schwanz besitzt, sonst aber der von den Eingeborenen Taraguira genannten Eidechse vollkommen gleicht.

Die erste Abhandlung, welche auch heute noch einen anderen als rein historischen Werth hat, ist die von *Perraut*,[2]) da derselbe sogar schon die anatomischen Eigenthümlichkeiten eines regenerirten Eidechsenschwanzes erkannt hat.

Er beschreibt z. B. eine Lacerta viridis von etwa 7 Zoll Länge, deren Schwanz abgeschnitten war. Innerhalb 14 Tagen bildete sich ein Stück neu, welches dem verloren gegangenen an Grösse gleich war; aber dieses neue Organ hatte eine andere Farbe wie das ursprüngliche, denn es war graugrün. Dann bemerkte er ferner, dass das regenerirte Stück keine Wirbel enthielt, sondern vielmehr eine Art Knorpel von dem Umfang einer dicken Nadel, bedeckt von einer Haut, welche der ursprünglichen vergleichbar war und zwar nicht allein im Innern durch die Muskelbündel und die Gefässe, sondern auch äusserlich durch die Schuppen.

Die Reproduction des Schwanzes der Eidechsen geht nach *Perraut* auf eine ganz andere Weise vor sich, als diejenige der Zähne, der Federn und der Hirschgeweihe. Er macht über diesen Gegenstand lange Reflexionen und glaubt, dass alle entwickelten Theile ursprünglich zusammengefaltet und zusammengepresst wären. Er vergleicht diese Regeneration mit der Entwickelung der Fleischwärzchen, welche die Höhlungen der Wunden anfüllen oder mit Geschwüren, welche einen Substanzverlust bedingen.

Die konische Form des neuen Schwanzes erklärt er dadurch, dass er annimmt, die ersten Theile seien als die nächsten Nachbarn derjenigen Organe, von denen die Ernährungsflüssigkeit zuströmt, auch grösser und breiter, weil sie davon eine grössere Quantität erhalten und könnten sich in Folge dessen auch besser entwickeln wie die folgenden.

Thevenot[3]) schnitt einer grünen Eidechse den Schwanz ab und sah einen neuen hervorwachsen, der dieselbe Gestalt hatte. Innerhalb 12 Tagen erreichte er eine Länge von 8 Linien: 20 Tage nachher hatte er sich bedeutend vergrössert. Ebenso sieht *Duverney*, der dasselbe Experiment machte, einen neuen Schwanz entstehen, in welchem ihm auch die knorpelige Consistenz des Wirbelrohres nicht entging.

Marchant[4]) demonstrirte in der Academie eine Eidechse mit zwei Schwänzen, die jedoch viel kürzer waren, als die normalen. Ueber der Gabel befand sich ein Anhängsel von 2 Linien

---

[1]) *Georgi Maregravi* de Liebstadt, misnici germani, historiae rerum naturalium Brasiliae libri octo lib. VI. cap. XII. p. 241.

[2]) *Perraut*, de la Génération des parties qui reviennent à quelques animaux aprés avoir été coupées. Essai de Physique t. IV. MDCLXXXVIII p. 1 etc.

[3]) *Thevenot:* 1686 in d. Mémoires de l'Académie des sciences.

[4]) *Marchant:* Mémoires de l'Académie des sciences. — Année 1718, p 24.

Länge, aus dem ein dritter Schwanz zu werden schien. Die Präparation zeigte, dass sich im Innern aller drei Schwänze keine Wirbel, sondern nur Knorpelröhren befanden, wodurch sie weniger brüchig und viel biegsamer wurden. Die von *Marchant* ferner angestellten Experimente hatten keinen Erfolg.

M. Needham [1]) berichtet, dass in Portugal sich sehr häufig Eidechsen mit regenerirtem Schwanz fänden; auch solche mit zwei Schwänzen hat er gesehen. Die Ursache des häufigen Verlustes des Schwanzes sollen die Kinder sein, welche mit den Eidechsen spielen und sie geflissentlich verstümmeln. Wenn ein Schwanz der Länge nach gespalten ist, sollen sich die beiden Theile wieder abrunden und so zwei Schwänze entstehen.

Ferner beschreibt *Needham* die Brüchigkeit der Wirbel, die sich sehr leicht von einander trennen lassen.

Die von *Seba* an ausländischen Reptilien gemachten Beobachtungen bespricht *Needham* ebenfalls im Anschluss an seine Mittheilungen

Arnoult de Nobleville [2]) behauptet im Gegensatz zu seinen Vorgängern, dass der doppelte Schwanz nicht das Resultat eines regenerativen Vorganges sei, sondern er kommt auf die schon fast vollständig abgethane Hypothese zurück, dass es sich hier um eine Missbildung handle. „Mais, quant à la conjecture qu'il (Needham) avance, touchant la double queue du lézard, il nous semble qu'on peut la regarder comme peu fondée. Ce qu'il a de certain, c'est que nous avons eu en vie un lézard commun qui avait deux queues de même grosseur et longueur sans nulle apparence de blessure ou de cicatrice, et qui fut trouvé dans un endroit où les enfants ne pouvaient pas l'avoir mutilé.

Celui que *Rédi* a répresenté, avait trois queues inégales et toutes différentes; or, ne serait — il pas plus raisonnable de penser que se sont là autant de monstruosités qui dépendent de la nature, laquelle se joue tous les jours de mille manières dans ses operations?"

In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts tritt die Geschichte der Versuche über die Regeneration in ein anderes Stadium, denn mit der Publication seines Prodromo machte *Spallanzani*[3]) die Frage zu einer brennenden.

Bisher hatte man sich hauptsächlich nur mit den Eidechsen abgegeben, bei denen das Vorkommen doppelschwänziger Thiere am meisten in die Augen fiel; jetzt zeigte *Spallanzani*, dass noch einer sehr grossen Anzahl anderer Thiere das Vermögen zukommt, verloren gegangene

---

[1]) *M. Needham.* Nouvelles observations microscopiques avec de découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés. Paris MDCCL. C. XIII.

[2]) *Arnoult de Nobleville et Salerne:* Suite de la matière médicale de Geoffroy. t. 12. MDCCLVI 2en partie.

[3]) *Spallanzani:* Prodromo di un opera da imprimersi sopra le riproduzioni animali dato in luce dall' abate *Spallanzani*. Modena MDCC LXVIII; in demselben Jahre auf Veranlassung *Bonnet*'s in's Französische übersetzt und in Genf unter dem Titel: „Programm ou précis d'un ouvrage sur les réproductions animales etc." par M. B..... de la Sabionne" erschienen.

Theile wieder zu erzeugen. Ausser den Polypen sind dies die Regenwürmer, die Würmer des süssen Wassers (Lumbriculus), die Froschlarven, die Landschnecken, die Wassersalamander (Triton) und sogar Frösche und Kröten, welche ihr Wachsthum noch nicht beendet haben.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass schon vor *Spallanzani* Versuche mit fast allen diesen Thieren gemacht worden sind, was hauptsächlich aus der Einleitung zum Prodromo hervorgeht; doch war dieser berühmte Naturforscher der erste, welcher die Experimente nach einer leitenden Grundidee durchführte und deren Resultate mit schneidiger und beredter Zunge zu vertheidigen wusste. Ausserdem finden sich über Tritonen, Froschlarven und die anderen von ihm verwandten Reptilien und Amphibien keine früheren Angaben in der Literatur, so dass die Experimente *Spallanzani*'s als der Grundstein zu betrachten sind, auf welchem die Gelehrten und Laien seiner Zeit fortzubauen im Stande waren.

Die Arbeiten seines Freundes *Bonnet*[1]) sind jedoch in so inniger Weise mit seinen eigenen Forschungen verknüpft, dass man eigentlich nicht recht beurtheilen kann, wem von beiden der Ruhm gebührt, die grosse Tragweite der Regenerationsfrage zuerst erkannt zu haben. *Bonnet* ist unstreitig der erste, welcher Versuche mit dem Regenwurm anstellte, seine Experimente an Tritonen etc. scheint er jedoch erst auf die Anregung *Spallanzani*'s begonnen zu haben.

Im Allgemeinen beschäftigten sich im vorigen Jahrhundert nicht nur Gelehrte, unter denen die Namen *Trembley*[2]) und *Réaumur*[3]) besonders hervorragen, sondern überhaupt fast jeder gebildete Mensch mit den höchst interessanten Erscheinungen der Regeneration.

So kommt es, dass sich der über die Werke *Bonnet*'s und *Spallanzani*'s erhebende Streit ungeheuer ausdehnte und eine grosse Anzahl von Schriften für und wider entstanden, die alle dasselbe Thema behandelten. — Es liegt mir zu fern, hier die ganze historische Entwickelung dieses Streites zu geben, zumal es sich in demselben am wenigsten um Amphibien und Reptilien handelte und nur die Schnecken die Hauptrolle spielten; wo jedoch auch die mein Thema betreffenden Fragen hauptsächlich in die Polemik hineingezogen werden, will ich nicht unterlassen, die wichtigsten Punkte zu erörtern.

Spallanzani gibt pag. 33 seines Prodromo eine Beschreibung des Schwanzes bei den Froschlarven, nachdem er vorher im Allgemeinen die anatomischen Verhältnisse berührt hat.

---

[1]) *Bonnet*: 1. Considerations sur les corps organisés. Amsterdam 1762.
2. Contemplation de la Nature. Amsterdam 1764.
3. La palingénésie philosophique. Génève 1769.
4. Traité d'insectologie
5. Observations sur la physique etc. par Rozier. 1. Mém. — Tome X. Paris 1777 pag. 385—405. — 2. Mém. ibid. Tome XIII p. 1—18.
6. Collection complete des oeuvres. Neuchatel 1781. Tome XI p. 62—179.

[2]) Abhandlung zur Geschichte einer Polypenart etc. Aus dem Französischen übersetzt von *Joh. Aug. Ephr. Göze*. Quedlinburg 1775. S. 377 ff.

[3]) Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. VI. und Sur les diverses reproductions, qui se font dans les écrevisses etc. mit 1 Tal. in Mém. Acad. Scienc. p. 223—241 Paris 1712 und p. 263—74 Paris 1718.

Schneidet man Froschlarven den Schwanz vollständig oder nahezu ganz ab, so sinken sie unter und sterben; nimmt man jedoch nur einen Theil desselben fort, so regeneriren sie ihn ohne Unterschied. Je jünger die Larven sind, desto leichter regeneriren sie; ganz jungen Thieren kann man den Schwanz mehrfach abschneiden, er wird jedesmal nachwachsen. Die verstümmelten Thiere bleiben im Wachsthum bedeutend hinter ihren Altersgenossen zurück. Auch die Temperatur hat einen grossen Einfluss, denn bei kaltem Wetter ist der Fortschritt des sich neu bildenden Theiles kein bedeutender. Eingehend bespricht *Sp.* die Bildung der neuen Gefässe in dem regenerirten Schwanz, welche sich von den Nebenästen der Hauptarterie des Stumpfes abzweigen und innerhalb weniger Stunden den neuen Theil durchsetzen, und betont des Fehlen eines Hauptstammes in demselben.

Auch die Muskeln und die Haut erneuern sich und nehmen nach und nach das Ansehen der ursprünglichen Organe an:

„Il qual tempo è cosa mirabile quanto contribuisca a far simili le code riprodotte alle naturali, o sia non mutilate."

Die von ihm zu diesen Experimenten benutzten Thiere waren Frosch- und Krötenlarven verschiedener Arten; der Erfolg war bei allen der gleiche.

Bei der Besprechung der Regeneration des Schwanzes der Tritonen (Salamandra aquatica) betont *Spallanzani* pag. 72 vor Allem, dass sich bei diesen Thieren selbst die Wirbel und die Knochen neu bilden. Um die Sache jetzt eingehend zu untersuchen, legt sich *Spallanzani* verschiedene Fragen vor, die so interessant sind, dass ich sie an dieser Stelle einschalten will.

1. Frage: Findet eine Regeneration bei allen uns bekannten Salamandern statt und in welchem Alter? Wie muss ihr Aufenthalt sein, müssen sie auf dem Trockenen oder im Wasser verweilen? An welcher Stelle des Schwanzes muss man die Amputation vornehmen?

2. Frage: Erreicht der regenerirte Theil dieselbe Grösse, gleichviel ob man ein grösseres oder kleineres Stück vom Schwanze gleichalteriger und specifisch gleicher Salamander abschneidet? Was geschieht, wenn die Salamander von derselben Species, aber von verschiedenem Alter sind, oder wenn sie sich im Alter und der Species unterscheiden?

3. Frage: Sind diejenigen Theile, welche den neuen Schwanz zusammensetzen, an Zahl, Art oder in Bezug auf ihre Verbindung dem abgeschnittenen Theil des Schwanzes analog? Sind sie es in allen Stücken ungeachtet der Vereinigung gleicher und ungleicher Theile? Sind die hauptsächlichsten Theile, welche den Schwanz zusammensetzen: die Epidermis (cuticola), die Unterhaut (pelle), die Drüsen, Muskeln, knöchernen Wirbel, das Rückenmark (la spinale midolla allungata) und die Blutgefässe?

4. Frage: Gleicht die Zahl der regenerirten, knöchernen Wirbel derjenigen der alten Wirbel, welche man abgeschnitten hat? Geht die Reproduktion der Wirbel successiv vor sich am Ende des neuen Schwanzes? Welchen Zeitraum brauchen die neuen Wirbel, um die Grösse und Consistenz der alten zu erreichen?

5. Frage: Was geschieht erstens: wenn man den Schwanz der Länge nach, in der Richtung des Rückenmarkes, von der Spitze bis zur Wurzel theilt, ohne ihn jedoch vollständig vom Körper zu trennen?

Zweitens: wenn der Schnitt nicht die Wurzel des Schwanzes erreicht?

Drittens: wenn die Richtung des Schnittes einen scharfen Winkel mit der Achse des Schwanzes bildet?

Viertens: wenn man entweder die beiden Seiten des Schwanzes longitudinal durchschneidet, oder nur eine derselben, ohne nur das Rückenmark zu berühren?

6. Frage: Was geschieht erstens: wenn man den Schwanz im Zusammenhang lässt und nur das Rückenmark an einer oder mehreren Stellen durchschneidet?

Zweitens: wenn man den Schwanz quer durchschneidet bis zum Rückenmark, ohne dasselbe zu berühren, so dass dasselbe mit dem Stumpf nur durch einen kleinen Faden verbunden ist?

Drittens: wenn man die Muskeln an mehreren Stellen durchschneidet; wenn man ein Segment ablöst (levato un anello) oder wenn man ein Stück Fleisch quer durchschneidet?

7. Frage: Wenn man die regenerirte Partie des Schwanzes vollständig abschneidet, erhält man dann eine neue Reproduktion? —

Auf alle diese Fragen gibt sich *Spallanzani* zum grossen Theil befriedigende Antworten, welche von dem grossen Geschick zeugen, mit welchem der berühmte Naturforscher mit unzureichenden Hilfsmitteln dieses schwierige Thema zu behandeln wusste.

Die Reproduktion der Beine der Tritonen geht nach *Spallanzani* (pag. 82) ebenfalls sehr rasch vor sich und zwar auch dann, wenn man sie vollständig im Gelenk abgelöst, d. h. exartikulirt hat, gleichviel welcher Species sie angehören oder welches Alter sie haben.

Wenn man alle 4 Beine abschneidet, so erscheinen die vorderen zuerst wieder: wesshalb dies geschieht, kann *Spallanzani* nicht erklären. Die jüngeren Thiere (Larven) regeneriren wiederum am besten und die der kleineren Species (Triton taeniatus?) angehörenden, erwachsenen Exemplare besser als die grösseren (Triton cristatus?). Zuerst bildet sich ein einfacher Kegel auf dem Amputationsstumpf, an dem dann zwei seitliche Auswüchse auftreten, welche der erste Anfang der mittleren Finger sind. Die Circulation des Blutes ist in den reproduzirten Beinen dieselbe wie in den ursprünglichen.

In derselben Weise regeneriren sich die Epidermis (cuticola), die Unterhaut (pelle), die Drüsen, Muskeln, Knochen und Nerven.

Am meisten interessirt ihn die Reproduction der Knochen, die sich in derselben Anzahl[1]) und Form, Lage und Structur wieder neu bilden. Ein volles Jahr ist nicht genügend, dass die regenerirten Knochen ihre natürliche Festigkeit erlangen. Dabei ist es ganz gleichgültig, ob man die Salamander gut füttert, oder ob man sie ganz der Nahrung beraubt. Letztere magern allerdings ab, aber die sich regenerirenden Theile hören dennoch nicht auf zu wachsen; dabei stehen die neuen Knochen in einem proportionalen Verhältniss zu einander. *Spallanzani* vergleicht diesen Vorgang bereits mit den embryonalen Verhältnissen. Stets bildet sich eine den abgeschnittenen Theilen entsprechende Anzahl von Knochen wieder; jedoch kommen ab und zu Unregelmässig-

[1]) *Spallanzani* hat 99 Knochen in allen 4 Extremitäten der Tritonen gezählt, während es 102 sind.

keiten vor. Man kann die Beine mehrfach abschneiden: sie wachsen immer wieder. *Spallanzani* hat eine sechsmal hintereinanderfolgende Reproduktion derselben gesehen. Er hat gezählt, dass ein Thier im Zeitraum von 3 Monaten, Juni, Juli und August 687 Knochen reproduzirt hat. Bei einem anderen zählte er während eines längeren Zeitraums 1374 regenerirte Knochen. Ein gebrochener Fuss heilt bei den Tritonen langsamer, als sich ein vollständig abgeschnittener wieder erzeugt. Verhindert oder wenigstens sehr verzögert wird die Neubildung, wenn man die Gliedmassen vollständig exartikulirt, wenn man in den Stumpf einen kleinen Ring einschneidet, der bis auf den Knochen geht, wenn man die Circulation dadurch verhindert, dass man eine Ligatur anlegt, wenn man den Knochen des Beines mehrfach bricht, oder wenn man auch nur ein kleines Stück von dem Knochen des Stumpfes herausschneidet.

Im letzten Kapitel fügt *Spallanzani* (pag. 99) hinzu, dass die Tritonen nicht allein den Schwanz und die Beine, sondern auch die Kinnbacken regeneriren. Man sieht an dem Amputationsstumpf sehr bald neu hinzuwachsen Knochen, Knorpel, Muskeln, Venen, Arterien und sogar Zähne.

Nach *Spallanzani* besitzen die Frösche und die gewöhnlichen Kröten, wenn sie noch jung sind, ein ähnliches Reproduktionsvermögen wie die Tritonen. Er will gesehen haben, dass dieselben in normaler Weise ihre Beine ebenfalls regenerirten und behauptet sogar, dass dies bei vollständig ausgewachsenen Thieren ebenfalls der Fall sein soll, wenn dieselben auch hierzu einen bedeutend grösseren Zeitraum nöthig hätten als die Tritonen.

Weitere Ausführungen fehlen jedoch in seinem Prodromo und sind auch später nicht nachgeholt worden, so dass hieraus allein schon eine gewisse Unsicherheit der letzten Behauptungen hervorgeht.

Das grosse Werk, welches *Spallanzani* durch seinen „Prodromo" ankündigte, erschien nicht, in verschiedenen grösseren und kleineren Aufsätzen und Briefen vertheidigte er jedoch mit ausserordentlicher Gewandtheit, in schöner und kräftiger Sprache seine Versuche, wobei er sich hauptsächlich allerdings mit der Reproduction des Kopfes bei den Schnecken beschäftigte. Doch finden wir im ersten Artikel [1]) noch einige Stellen, welche auf Amphibien Bezug haben, unter denen ich folgende hervorheben will, da sie den Antheil Réaumur's an den Experimenten bestätigen.

(Pag. 587.) „S'illustre Réaumur è stato il primo a far vedere, che comincia a manifestari il principio della riproduzione delle gambe nei granchi d'aqua dolce, col'apparire al centro del troncone un picciol cono, la cui base e fenza paragone più picciola di quella del troncone, e che solo in proceder di tempo si fa grande al pari di lici."

Wir gehen nun über zu der Betrachtung derjenigen Experimente, welche *Bonnet*, jedenfalls angeregt durch das eben erschienene Werkchen seines Freundes *Spallanzani*, an den gewöhnlichen Tritonen vornahm und deren Resultate er vor Allem in den „Observations sur la Physique" niederlegte [2]). In seinem ersten Artikel gibt er an, dass er seine Salamander (den verschiedenen

[1]) Memoria di Matematica e Fisica della Societa italiana. Tomo I. Verona 1782. Risultati di esperienze sopra la riproduzione della Testa nelle Lumache Terrestri p. 581.

[2]) *Bonnet:* Observations sur la phisique etc. par Rozier. 1. Mem. Tome X. Paris 1777. pag. 385—405. — 2. Mem. ibid. Tome XIII. p. 1—18.

vorhandenen Abbildungen nach scheint *Bonnet* nur den Triton cristatus zu seinen Versuchen benutzt zu haben) einzeln in verschiedene Gefässe gesetzt und mit Regenwürmern gut gefüttert habe. Er kennt die geringe Reaktion, welche diese Thiere auch gegen grosse Verstümmelungen zeigen, und sah z. B., dass ein Triton, dem das linke Vorderbein und das rechte Hinterbein vollständig abgeschnitten war, nach einer Viertelstunde 2 Regenwürmer verschlang. *Bonnet* geht ferner auf einige biologische Eigenthümlichkeiten dieser Thiere ein und bespricht besonders eingehend die Häutung. Am 6. Juni fing er seine Experimente über die Regeneration bei 15 Salamandern an.

1. Experiment: Einem sehr grossen Triton schnitt er die rechte Hand und den rechten Fuss nahe am Stamm ab. Das Blut hörte nach einer Minute auf zu fliessen; das Thier zeigte durchaus kein Uebelbefinden, doch schwamm es nicht so leicht wie vorher. Nach einem Monat war am Rande des Stumpfes eine kleine, konische, grauviolette Warze entstanden, die er am 14. Juli in Figur b und c abbilden liess. Die Warze wuchs jetzt mehr in die Länge als in die Breite, in den nächsten Tagen bildete sie einen kleinen Stumpf (moignon). Am 1. August waren die regenerirten Theile 2 Linien lang und am hinteren Fuss konnte man bereits eine beginnende Zweitheilung beobachten. (Fig. 2 und 3.) Am 7. August sind zwei Zehen am Hinterbein leicht unterscheidbar; am Vorderbein ist noch keine Theilung eingetreten, der Stumpf ist nur etwas gewachsen. Am 9. August wurde derselbe Arm gezeichnet. Es sind schon 3 Finger sichtbar und man bemerkt mit Vergnügen die kleine Hand in der vollsten Entwicklung. Die 3 Finger haben eine ungleiche Grösse, der mittlere ist der längste; am Hinterbein sind inzwischen 4 Zehen entstanden, von denen der erste und zweite lang, die beiden anderen aber sehr kurz sind. Am 22. August erscheinen die regenerirten Theile schon so weit gefärbt und gefleckt, dass man die Grenze des regenerirten nicht mehr genau unterscheiden kann. Die Hand hat 4 wohlgeformte Finger, der Fuss ebenfalls nur 4, aber wohl ausgebildete Zehen. Am 20. September macht *Bonnet* eine Zusammenstellung, die ich hier wiedergeben will.

Alte Glieder:		Neue Glieder:	
Bras	4 l.	Bras	$2^1/_2$ l.
Avant-bras	$3^1/_2$ l.	Avant-bras	$2^1{}_2$ l.
Cuisse	3 l.	Cuisse	$2^2{}_3$ l.
Jambe	4 l.	Jambe	$2^1/_4$ l.
le plus long doigt de la main	$2^2/_3$ l.	le plus long doigt de la main	$1^1{}_2$.
— — du pied	$4^1/_2$ l.	le plus long doigt du pied	$1^1/_3$.

Am 1. Oktober war der 5. Zehe des Hinterbeines noch nicht erschienen.

2. Experiment: Ein kleineres Thier wurde am 12. Juni in derselben Weise amputirt. Am 8. Juli war eine kleine Warze entstanden, welche Mitte Juli sich zu theilen anfing, aus der nach und nach bis zum 19. Juli 4 Finger sich differenzirten. Am 21. August war die Regeneration vollständig. *Bonnet* fällt es auf, dass die neuen Gliedmassen durchscheinender sind als die alten und er vergleicht sie bereits mit den Füsschen der jungen Larven.

3. Experiment (pag. 396): Am 15. Juli wurden einem grossen Triton 2 Finger der Hand und 3 Finger des Fusses abgeschnitten. Am 26. Juli entstand eine kleine Warze an der

Spitze jeden Stumpfes (Figur 15 und 16); am 1. August haben sich die 3 abgeschnittenen Zehen schon ein grosses Stück neugebildet.

4. Experiment: Am 3. August wurde die rechte Hand eines Triton der Länge nach gespalten, so dass 2 Finger abgeschnitten wurden. Die linke Hand wurde durch einen Querschnitt getheilt. Am 22. zeigte der linke Vorderarm die bekannte konische Warze; am 30. hatte dieselbe angefangen sich zu spalten und man konnte deutlich 3 sich bildende Finger erkennen. An demselben Tage erschien auf der rechten Hand ein neuer Finger (Fig. 18 aa). Am 1. September trat wieder ein neuer Finger an die Seite des alten. Am 4. September wurde die der Länge nach gespaltene Hand in Figur 19 rr abgebildet mit den vollständig nachgewachsenen 2 Fingern.

5. Experiment (pag. 397): Am 21. August wurde die rechte Hand eines Triton vollständig abgeschnitten, so dass nur der erste Finger stehen geblieben war. Am 13. September erscheinen 4 sehr kleine, aber deutliche Warzen. Am 21. September bemerkt *Bonnet*, dass die Bildung nicht ganz regelmässig vor sich geht. Der erste und zweite Finger (a und b) sind wie zusammengeklebt und die Distanz zwischen den beiden letzten ist eine zu grosse. Die Hand besass demnach 5 unregelmässige Finger. Auch *Spallanzani* hat solche Missbildungen beobachtet. *Bonnet* fügt hinzu: „On comprend assez que l'endroit ou l'on fait la section, la manière dont on la fait, l'état actuel de la partie et des parties voisines peuvent donner naissance à une multitude de variétés ou de bisarreries apparentes, dont plusieurs seront de vraies monstruosités, les unes par excès, les autres par défaut; d'autres enfin par transposition."

Auffallend erscheint *Bonnet*, dass bei dem letzten Experiment nicht zuerst eine einzige Warze entstanden ist, die sich später theilt, sondern von Anfang an 4 kleine, welche genau auf der Schnittlinie hervorsprossten.

6. Experiment: Regeneration des Schwanzes. *Bonnet* schickt vorauf, dass er nur die vorzüglichen Beobachtungen, welche *Spallanzani* gemacht hat, bestätigen will. Wenn er den Schwanz dicht am Ursprung abgeschnitten hatte, starben ihm die Thiere ohne Ausnahme.[1]) *Bonnet* hatte so lange keinen Erfolg, bis er den Schwanz etwa in der Mitte amputirte, durch einen senkrecht zur Axe geführten Schnitt. 2—3 Minuten lang blutete das Thier, bis die grossen Gefässe sich schlossen und man an ihrer Oeffnung nur noch einen röthlichen oder bräunlichen Punkt sah. Das abgeschnittene Stück behält noch 1—2 Stunden lang Leben und Bewegung und wenn es endlich todt zu sein scheint, braucht man es nur am Ende zu berühren, um ihm die Bewegung wieder zu geben. Die Bewegungen ähneln denen eines Wurmes und sind wellenförmig. Gleich nach der Operation zeigt der Stumpf eine verlängerte Ellipse. Der kleine Durchmesser beträgt fast 1 Linie, der grosse 5—6 Linien. Im Mittelpunkt befinden sich die Wirbel und die Blutgefässe. Der Rest der Wundfläche zeigt sich angefüllt von kleinen lebhaft weissen Körperchen von rundlicher Form, welche man für Klümpchen Fett oder für Drüsen halten könnte. Allmälig

[1]) Wahrscheinlich wurde bei diesen Amputationen die Cloake verletzt, in welchem Fall die Thiere allerdings stets zu Grunde gehen.

verändert sich das Aussehen des Schnittes; die entgegengesetzten Flächen der Wunden suchen sich zu nähern; die oben erwähnten Körperchen erscheinen weniger und weniger weiss, man sieht neues Fleisch entstehen, welches sich von Tag zu Tag vermehrt und durch welches man 1 oder 2 braune Linien erkennt, welche die Mitte des neuen Schwanzes einnehmen und welche den Platz der Wirbel und Gefässe anzeigen. In Fig. 22 bildet er ein kleines Stück regenerirten Schwanz ab und beschreibt ihn folgendermassen: „Er ist kleiner und durchsichtiger, als der ursprüngliche; an der Spitze befindet sich ein kleiner Ausschnitt, der in der Abbildung leicht erkennbar ist.“ *Bonnet* hat diesen Ausschnitt bei allen sich regenerirenden Schwänzen gesehen. Der in Frage stehende Theil war am 11. Juli abgeschnitten und hatte am 14. August etwa $3^1/_2$ Linien Länge und an der Basis $4^1/_2$ Linien Breite erreicht. Am 20. September war er bereits 10 Linien lang und seine Form näherte sich der des normalen Schwanzes. *Bonnet* fügt hinzu, dass er niemals den geringsten Unterschied gesehen hat in der Bewegung des regenerirten Schwanzes und eines normalen. Er bedauert, dass er gezwungen ist, aus Rücksicht für seine Augen feinere anatomische Untersuchungen zu unterlassen, allein die Thatsache, dass die Tritonen überhaupt regeneriren, befriedigt ihn vollständig.

Allgemeine Resultate (pag. 400): *Bonnet* hat noch verschiedene andere Experimente gemacht, die jedoch alle denselben Erfolg hatten. Während bei den Armen der Polypen und den Würmern des süssen Wassers, welche wie diese durch Zerstückelung vervielfältigt werden können, die Reproduktion sehr schnell vor sich geht und man im Frühling wie im Sommer schon nach 1—2 Tagen die Anzeichen der Regeneration an ihnen entdeckt, geht sie bei den Salamandern im Gegentheil sehr langsam vor sich, so dass man erst nach mehreren Wochen die Anzeichen der Reproduktion bemerken kann. Die jüngeren Thiere regeneriren schneller, als die alten. *Bonnet* vergleicht die Regenerationsverhältnisse der Tritonen mit denen, wie sie bei Schnecken vorkommen. Die Warze, welche stets an dem amputirten Stumpf zuerst auftritt, scheint ihm homolog zu sein mit dem Vegetationspunkt bei Pflanzen (bouton animal — bouton végétal). *Bonnet* glaubt, dass die Warze bereits sämmtliche Glieder der neuzubildenden Extremität in sich eingeschlossen enthält, wenn auch sehr concentrirt und klein. „C'est que les membres qui remplacent ceux qu'on a retranchés, ne sont pas proprement sugendrés, mais qu'ils préexistoient originairement et très en petit dans le grand tout organique ou ils ne font que se développer.“

„Il est donc, au moins, trés probable que le membres qui se produisent, préexistoient dans des germes où ils étoient dessinés très en miniature et dans le plus grand détail.“

Er nennt diese germes: réparateurs.

In seinem zweiten Mémoire bespricht *Bonnet* zuerst die fortschreitende Entwickelung bei denjenigen Tritonen, welche er im Jahre 1777 amputirt hatte; einzelne hielten sich den Winter hindurch sehr gut, andere starben jedoch. Er setzt die Experimente 1778 fort, und zwar mit gutem Erfolge. Das Hauptresultat derselben ist, dass die Regeneration der Glieder durch die Kälte ungemein verzögert wird, und dass man die Gliedmassen 4, 5 oder 6mal hintereinander abschneiden kann, ohne ihre Regenerationsfähigkeit zu zerstören.

Im dritten Mémoire[1]) beschreibt er die im Jahre 1779 fortgesetzten Versuche und bespricht hauptsächlich verschiedenartige Monstrositäten, und kommt dann zu den höchst interessanten Experimenten über die Regenerationen der Augen bei den Tritonen. Am 13. September 1779 exstirpirte *Bonnet* das rechte Auge eines grossen Triton, verletzte dabei jedoch, wie er selbst sagt, die verschiedenen Häute. „Nach dieser grausamen Operation," fährt *B.* fort, „habe ich an Stelle des Auges eine tiefe, blutige Wunde gesehen und glaubte nicht anders, als dass der Triton sein ganzes Leben lang blind bleiben würde. Aber wie gross war mein Erstaunen, als ich am 31. Mai 1780 bemerkte, dass ein neues Auge sich zu bilden anfing; die Iris und die Cornea waren schon genügend differenzirt, aber es fehlte ihnen noch der Grad der Durchsichtigkeit, der ihnen sonst eigenthümlich ist. Am 1. September schien das Auge sehr gut ausgebildet zu sein und die Cornea hatte fast dieselbe Durchsichtigkeit, wie die des anderen Auges, mit welcher ich sie oftmals verglich. Die Iris war wohl umschrieben und hatte eine goldgelbe Farbe angenommen, die dieser Art von Tritonen eigenthümlich ist; mit einem Wort: es erschien unmöglich, in diesem so gut ausgebildeten Auge die geringste Spur der ausserordentlichen Operation zu erkennen, der ich das Thier unterzogen hatte. Im Verlauf des Monats und in der folgenden Zeit vermehrte sich die Durchsichtigkeit der Cornea tagtäglich und zu der Stunde, wo ich dies schreibe: am 8. November 1780 hat sie vollständig die Vollendung derjenigen des anderen Auges erreicht. Es scheint mir einzig und allein, dass das regenerirte Auge etwas kleiner ist, wie das andere und dass die Iris oder der goldene Kreis nur etwa über die Hälfte der Pupille fungirt."

Gleichzeitig mit den Arbeiten *Bonnet*'s finden wir eine kleine Notiz von *Valmont de Bomare*[2]), in welcher derselbe den Grund der Zweitheilung des Eidechsenschwanzes bespricht. Er glaubt hauptsächlich herabfallenden Steinen etc. die Ursache zuschreiben zu müssen, dass den Eidechsen der Schwanz oft gespalten wird; nur derjenige Schwanz, welcher Wirbel habe, sei der ursprüngliche, die anderen seien neugebildet.

Mit den Versuchen über die Regeneration beschäftigten sich ferner in dieser Zeit, ausser *Réaumur* und *Trembley* noch folgende Forscher: *Herissant*, Cavaliere *Turgot*, *H. Müller* (Kopenhagen: vermium terrestrium et fluviatilium succincta historia, 1769) Pater *Scarella* von Brescia, *Schaeffer* 1770, *Ziegenbalg* 1753, *Boscovich* 1768, Abbé *Troilo*, *Senebier*, *Adanson*, *Caldani*, *Girardi*, *Pratolongo* der Jüngere, *Wartel* 1767, *Pusini* 1784, *Wrisberg* 1768, *Presciani* und Andere.

Die Experimente *Spallanzani*'s wurden wiederholt von *Cotte* 1770—1773 und von Abbate *Rozier*, dann von *Valmont de Bomare*[3]), der im Verein mit *Borie de St. Vincent* arbeitete; ferner von *Murray*, *Argenville*, *Schröter*, *Tissot*, *Barletti*, *Roos* und *Lavoisier*.

Obwohl die Regenerationsfrage auch in Deutschland lebhaft discutirt und eine Menge von Experimenten gemacht wurden, so war es doch erst *Blumenbach* vorbehalten, eine allgemeine Ansicht über dieselbe auszusprechen.

---

[1]) Collection complete des oeuvres de *Charles Bonnet*. Tome XI, p. 151.

[2]) *Valmont de Bomare:* Dict. rais. univ. d'histoire naturelle t. 5. MDCCL XXVI. p. 96.

[3]) Im Journal de Berne vom 4. Februar 1769.

„Obgleich die Regenerationsfähigkeit (vis reproductiva)," sagt *Blumenbach*, „im Allgemeinen kaum irgend einem blutführenden Thiere völlig abgeht, so ist sie doch keiner anderen Classe in so reichem Masse zu Theil geworden, wie den meisten Amphibien und Reptilien. Die ausgedehnten Experimente, nach denen feststeht, dass den Wasser- und Land-Eidechsen die abgeschnittenen Schwänze nachwachsen, sind zu bekannt, als dass ich sie hier aufzählen sollte."

Da aber nach *Bonnet* selbst das herausgerissene Auge der Tritonen (lacertae lacustris) sich regeneriren soll, stellte *Blumenbach* selbst Versuche an, welche den Erfolg hatten, dass das Auge sich niemals regenerirte, wenn der Bulbus vollständig entfernt war, da sehr bald ein weisslicher Pilz die ganze Augenhöhle anfüllte, an dem die Thiere zu Grunde gingen.

Bei einem vierten Triton schnitt *Blumenbach* im Mai 1784 zuerst die Cornea ein, so dass die Linse und die übrigen Flüssigkeiten herausflossen; dann nahm er die übriggebliebenen collabirten leeren Häute so fort, dass ein geringer Theil derselben mit dem Opticus im Zusammenhang blieb.

Bei diesem Thierchen war die Augenhöhle in den nächsten Monaten durch die Augenlider geschlossen, im 6. Monat aber nach der Operation erschien ein kleiner Bulbus, der aber noch im April 1786, also 11 Monate später, sehr viel kleiner war als der andere, obgleich er ihm sonst völlig glich. Auch mit dem echten Salamander (Salamandra maculata?) stellte *Blumenbach* Versuche an, welche dessen Regenerationsfähigkeit bewiesen.

Der dritte Theil des Schwanzes und ein Finger wurden ihm abgeschnitten und wuchsen allerdings sehr langsam innerhalb eines Jahres zur ursprünglichen Grösse heran.

Die Fähigkeit der Reproduction ist nach *Blumenbach* so ziemlich auf die kaltblütigen Thiere beschränkt und wenn bei Warmblütern auch einzelne Gewebe sich regeneriren können, so wird es doch nie möglich sein, dass ein so hoch organisirtes Thier ganze Gliedmassen neubildet.

Bei *Lacépède*[2]) finden wir ferner einige Bemerkungen über abgebrochene und wiedergewachsene Schwänze bei Mauereidechsen „et suivant qu'elle a été divisée en plus ou moins de parties, elle est remplacée par deux et même quelquefois par trois queues plus ou moins parfaites dont une seule renferme des vertèbres; les autres ne contiennent qu'un tendon."

Obgleich *Lacépède* sich nicht ganz deutlich ausdrückt, scheint dennoch aus dem eben angeführten Aufsatz hervorzugehen, dass *Lacépède* die doppelten und dreifachen Schwänze als das Resultat einer longitudinalen Theilung ansieht.

Erst im Jahre 1817 bespricht hierauf *Bosc*[3]) in seiner Naturgeschichte die Struktur des neuen Schwanzes der Eidechsen, indem er sich dabei streng an seine Vorgänger hält: „la queue

[1]) Specimen physiologiae comparatae inter animantia calidi et frigidi sanguinis; in commentationes soc. reg. scient. Gottingensis Vol. VIII. Gottingae 1787. p. 95.

[2]) *Lacépède:* Histoire naturelle des quadr. ovip. et des serpentes. 1. Edition ca. 1790. 2. Edition precédée de l'éloge de *Lacépède* par Cuvier, avec des notes et la nouvelle classification de *G. A. Desmaret.* Paris 1857.

[3]) *Bosc:* Nouveau dictionaire d'histoire nat. t. 17. 1817. art. *Lézard.*

des lézards est, dit-il, composée d'articulations, qui se séparent au moindre effort. Il n'est personne, qui n'ait expérimenté que pour peu qu'on la touche, soit avec la main, soit avec un bâton, elle se casse en deux ou plusieurs morceaux, qui conservent pendant quelques instants des mouvements vitaux très-remarquables. Il se produit peu de temps après une nouvelle queue, mais dont l'organisation ne paraît pas la même que celle de la précédente; c'est selon Marchant, une espèce de prolongement tendineux sans vertèbres; cependant il est à croire qu'avec le temps elle prend une contexture semblable; car on ne voit pas de lézards avec une vieille queue reproduite. Au reste, il y a encore beaucoup d'expériences à faire sur cet objet, pour se former une idée précise du mode de cette reproduction. Celles qu'on a tentées jusqu'ici n'ont point produit de résultats completement satisfaisants."

Weiter sagt er: „Les doubles et triples queues des lézards dont les charlatans tirent souvent parti pour duper les ignorans, peuvent être produits artificiellement. Il ne s'agit que de fendre l'extrémité d'une queue de lezard préalablement cassée." [1])

Auch *Bory de Saint Vincent*[2]) hat einige Notizen über regenerirte und doppelte Schwänze bei Eidechsen. Bei letzteren findet er den einen gewöhnlich kleiner als den andern. Ueber den Grund der Verschiedenartigkeit spricht er sich in folgender Weise aus: „Les circonstances qui donnent naissance à l'un ou plusieurs des appendices de ces queues monstrueuses, sont réellement les causes qui déterminent quelque fois leur développement."

In seinem „Règne animal" gibt *Cuvier*[3]) bei der Beschreibung einzelner ausländischer Eidechsen an, dass dieselben mehrfach regenerirte Schwänze gehabt haben. Er weist vor Allem die von *Marcgrav* aufgestellte Spezies hin, welche derselbe hauptsächlich dadurch charakterisirte, dass diese Thiere einen doppelten Schwanz haben. — Auch in den „Recherches sur les oss. foss." findet sich eine kurze Beschreibung und die Bemerkung, dass eine genauere Untersuchung sehr interessant sein würde. (*H. Müller.*)

Bei weitem am bekanntesten sind die Versuche, welche *Dugès*[4]) an Eidechsen verschiedener Arten gemacht hat. Um so mehr muss es auffallen, dass *H. Müller* von diesen Arbeiten keine Notiz genommen hat, da sie jedenfalls einen anderen als rein historischen Werth haben.

Dugès gibt zuerst eine sehr genaue Beschreibung des einfach regenerirten Schwanzes und über die Thatsache der Entwickelung desselben. Das neue Organ enthält nicht mehr Wirbel, wie alt das regenerirte Stück auch sei, sondern ein Knorpelrohr. Von Mr. *Moquin* hatte er erfahren,

---

[1]) Eine sehr interessante Dissertation wurde 1821 von Dr. *Joh. Chr. Eggers* in Würzburg über die Wiedererzeugung veröffentlicht. Obgleich der Autor weniger eigene Experimente machte, als nur die älteren ausgiebig benutzte, so findet sich dennoch in diesem Buche eine solche Fülle von Anregungen, dass es unbedingt zu den besten Erzeugnissen der betreffenden Literatur gehört. Ueber die Amphibien und Reptilien bringt *Eggers* nur das bereits Bekannte.

[2]) Dict. class. d'hist. nat. t. 9. (1829) art. Lézards p. 338.

[3]) *Cuvier*: „Règne animale" t. II. (1829) p. 29.

[4]) *Dugès*: Memoire sur les espèces indigènes du genre Lacerta, inséré dans le cahier d'Avril du tome 16 (1829) des Annales des Sciences naturelles.

dass derselbe den Anfang eines neuen Schwanzes über einem unvollständig abgebrochenen beobachtet habe. Er hat darauf hin mehrfach versucht, partielle oder unvollendete Rupturen den Thieren beizubringen, in der Hoffnung, einen neuen Schwanz neben dem alten entstehen zu sehen; aber immer hat die Bewegung des Thieres die vollständige Ablösung bewirkt. Desshalb glaubt *Dugès*, dass die doppelten Schwänze sich durch eine simultane Reproduktion bilden. Ueber die Ursachen macht er folgende Reflexionen: „A quoi tient ce phénomène singulier? Il semble être inherent à quelque disposition ou aptitude individuelle, et l'on ne peut expliquer que de cette façon l'existence d'une queue triple. Si les bouts sont réellement tous trois de nouvelle formation, il faut bien alors qu'une première rupture, arrivée à l'une des branches de la bifurcation, ait renouvelé au bout de celle-ci la même duplication; c'est toujours, en effet, de deux bouts différents et non d'un même lieu, que naissent les trois appendices."

Wir kommen jetzt zu einem Autor, dessen Werke wenig bekannt sind, der aber doch in Bezug auf unsere Frage unbedingt die ausführlichste und vorzüglichste Abhandlung der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts geschrieben hat. *Gachet*[1]) gibt nicht nur ein äusserst reichhaltiges Literaturverzeichniss, aus dem ich ausgiebig geschöpft habe, sondern es sind auch seine vielseitigen Experimente derart vorzüglich und sicher angestellt, dass man vollständiges Vertrauen zu der Richtigkeit derselben hegen darf.

Gachet beginnt damit, dass er sagt, das neue Organ sei nicht durchaus mit dem alten Schwanz zu vergleichen. Er findet regenerirte Schwänze nicht allein bei Eidechsen, sondern auch bei andern Sauriern, denen die Regenerationsfähigkeit in grösserem oder geringerem Masse zukommt. Er untersuchte (pag. 230) 5 Eidechsen mit doppeltem Schwanze, viele mit einfachem regenerirtem Schwanze und einige Exoten mit einfachem oder doppeltem regenerirtem Schwanze. Unter den europäischen Arten fanden sich Lacerta ocellata, Lacerta viridis, Lacerta muralis. Unter den Exoten, welche er von der Direktion des städtischen Museums in Bordeaux erhielt, befanden sich Anolis (Anolis à crête), deren regenerirter Schwanz einen Knorpelstab besass, der in seiner ganzen Ausdehnung stark verknöchert war, Iguana (Iguane ardoisé) und Ameiva.

Bei Iguana war der Schwanz an der verletzten Stelle stark aufgequollen, der regenerirte Theil weniger comprimirt, als der normale und stumpfer endigend. Die Schuppen hatten kaum ein Viertel der Grösse derjenigen des gewöhnlichen Schwanzes, sie waren weniger breit und besassen an ihrem Ende nicht die kleine Spitze der normalen Schuppen. Auch ist die Stellung der Ringe unregelmässiger. In der Mitte befindet sich ein Knochen, der viel voluminöser ist, als die normalen Schwanzwirbel dieses Thieres; derselbe erstreckt sich von der Basis bis zur Spitze, nicht

---

[1]) Memoire sur la reproduction de la queue des reptiles sauriens par. *M. H. Gachet* in Actes de la société linnéenne de Bordeaux Nr. 36, 25. Juillet 1834.

cylindrisch, sondern unregelmässig zusammengedrückt und zwar auf die Art, dass seine Form derjenigen des Schwanzes entspricht. Das Ende ist knorpelig. Dieser Knochen ist durchsetzt in seiner ganzen Ausdehnung von einem breiten Kanal, welcher den neugebildeten Theil des Rückenmarkes einschliesst. Die Wände dieses Kanals sind sehr dicht und bilden drei Lagen, von denen zwei schmal, gelblich und verknöchert sind, die dritte mittlere sehr breit, weiss und knorpelig. Dieser regenerirte Schwanz hatte eine geringe Länge. Der regenerirte Schwanz der Ameiva hatte die Länge und das Aussehen eines normalen Schwanzes; er war jedoch durchsetzt von einem Knorpelrohr.

Von Reptilien mit doppeltem Schwanze untersuchte er 1) Lacerta muralis, welche einen doppelten und difformen Schwanz hatte, in dessen beiden Theilen sich ein Knorpelrohr befand. *Gachet* macht in Folge dessen darauf aufmerksam, dass nicht immer Wirbel in dem einen der beiden Schwänze vorkommen, wie dies *Lacépède* und Abbé *Bonnaterre* angeben. Die zwei Knorpelrohre zweigen sich von dem letzten Wirbel ab. Hier weist er auch die Ansicht von *Bose* zurück und sagt, dass dieser Knorpel mit der Zeit nicht durch Wirbel ersetzt wird, sondern einfach verknöchert, ohne seine Gestalt zu verändern. Bei einem andern Exemplar beobachtete er zwei einen Zoll lange Schwänze, von denen der eine mehr ausgebildet wie der andere sich vor zwei alten Ringen befand. Er erklärt dies durch unvollkommene Amputation (*Dugès*). Bei einem dritten Exemplar waren die Knorpelstäbe 6 Linien lang vereinigt, ehe sie sich theilten. Auch eine Ameiva mit doppeltem Schwanze untersuchte *Gachet* anatomisch. Er fand, dass die beiden Kanäle durchsetzt waren von einer Verlängerung des Rückenmarks. Im Allgemeinen sagt er, dass die Knorpelstäbe der regenerirten Schwänze stets sich an dem Intervertebralknorpel (Fibro-cartilages intervertébraux) ansetzen. Nachdem *Gachet* dann in ausserordentlich eingehender Weise die Literatur seines Themas besprochen hat, unterzieht er in einem Résumé sämmtliche Fragen noch einmal einer genauen Durchsichtung und kommt zu heute noch allgemein gültigen Schlusssätzen (pag. 246): Das Reproduktionsvermögen bei den Sauriern ist so ausserordentlich gross, dass schon eine partielle Ruptur genügt, einen neuen Schwanz hervorzurufen. Lacerta, Iguana, Gecko, Scincus, Ameiva, Anolis L., ja sogar die grosse amerikanische Lacerta teguixin, L. ceruleocephala und auch Bipes (nach *Cuvier*) besitzen eine bedeutende Regenerationskraft; dieselbe mangelt vollständig dem Krokodil und dem Chamaeleon, von denen *Gachet* eine genügende Anzahl untersuchte, um zu diesem Ausspruch berechtigt zu sein. Alle diejenigen Reptilien, welche sich durch eine grosse Reproduktionsfähigkeit auszeichnen, haben einen ausserordentlich zerbrechlichen Schwanz; sie bewohnen besonders Gegenden, welche den Wohnungen der Menschen nahe liegen, ja zum Theil findet man sie in den Häusern. — Die Regeneration ist in gewissem Masse abhängig von der Temperatur. *Thevenot* hat einen Schwanz von 8 Linien nachwachsen sehen, während *Dugès* bei sehr warmer Witterung in derselben Zeit ein Wachsthum von 1½ Zoll beobachtete.

Einen regenerirten Schwanz kann man leicht auch äusserlich von einem normalen unterscheiden. Die Länge, Farbe, Form und Proportion, die Form und Grösse der Schuppen sind anders als bei dem ursprünglichen Schwanz, dessen Länge nur ausnahmsweise erreicht wird. Die Schuppen behalten oft nicht die Eigenthümlichkeit ihrer Species; es fehlen meistens die Höcker-

chen, die Kämme (crêtes) und andere Verzierungen, die den primitiven Schwanz der meisten Saurier schmücken.

In den ersten Tagen wird das regenerirte Stückchen durch eine homogene, gräuliche, dichte und zähe Masse gebildet; einige Tage später differenzirt sich die Haut und darauf bildet sich der Knorpel im Mittelpunkt, welcher, nachdem er einmal fest anhängt, sich sogleich ringsherum mit Muskeln umgibt.

„La portion de nouvelle formation ne contient point de vertèbres, mais un cartilage d'une seule pièce, blanc, flexible, fistuleux et rempli d'un prolongement du cordon ou faisceau nerveux rachidien; il est cylindroïde, lisse et peu adhérent aux muscles, qui l'entourent, et les muscles sont moins réguliers que les primitifs, quoiqu'aussi forts, aussi contractiles."

Auf die eben wörtlich angeführte Stelle werde ich gelegentlich zurückkommen. *Gachet* wirft *Dugès* vor, dass er ungenau beobachtet habe, da derselbe sagt: in der Mitte des regenerirten Schwanzes befinde sich ein Knorpel, *Gachet* aber die Verknöcherung desselben beobachtet hat. *Gachet* vergleicht den Knorpelstrang mit den ateromatös entarteten Blutgefässen eines Greises, da dieselben nach und nach, und zwar von aussen nach innen vollständig verkalken.

Ueber die Verbindung des Knorpelstranges mit den ursprünglichen Wirbeln sagt *Gachet* folgendes (pag. 255): „Pendant que cet os est encore à l'état cartilagineux, il est continu avec la dernière vertèbre à cause de son union intime avec le cartilage articulaire; cependant il se sépare assez facilement dans certaines circonstances. Lorsque son tissu a changé de nature, il n'y a plus de continuité, ils est uni à la dernière vertèbre comme les vertèbres entr'elles, ses deux os se soudent — ils ensemble plus tard par l'effet de l'âge?"

Es ist dies die einzige Beobachtung *Gachet's*, die nicht ganz exact ist. Ich werde mir desshalb Gelegenheit nehmen, an geeigneter Stelle auf dieses Citat zurückzukommen. Zum Schluss weist *Gachet* noch die Ansicht von *Dugès* zurück, dass es sich bei den doppelten oder mehrfachen Schwänzen um eine Disposition oder ein individuelles natürliches Geschick (Aptitude) handle, und behauptet, dass dies nur das nothwendige Resultat der ausserordentlichen Regenerationsfähigkeit der Saurier sei.

Die Hauptresultate der eben besprochenen Abhandlung sind für uns folgende:

Gachet hat die Structur des Knorpelrohres zuerst erkannt; er sah bereits, dass dasselbe aus 3 Lagen besteht, von denen die beiden äusseren schmal und verkalkt, die mittlere bedeutend breiter und knorpelig ist. Noch wichtiger ist jedoch, dass *Gachet* den im Lumen des Knorpelrohres befindlichen Strang bereits als Fortsetzung des Rückenmarkes erkannte.

Mit der Arbeit von *Gachet* endet die zweite Periode der Versuche über die Regeneration; auf dieser, sowie auf den Abhandlungen *Bonnet's* und *Spallanzani's* müssen die Nachfolger weiter bauen, um zu einem gewissen Erfolge zu gelangen. Leider ist dies nun bisher durchaus nicht der Fall gewesen. Es wurden in unserem Zeitalter die historischen Studien derart vernachlässigt, dass hie und da sogar Forscher auftraten, die über die Regeneration gearbeitet hatten und sich

brüsteten, die eigenthümliche Structur des regenerirten Schwanzes bei den Sauriern zuerst erkannt zu haben, obgleich es feststeht, dass nicht *Dugès*, *Cuvier* oder gar *H. Müller* der Ruhm gebührt, zuerst die eigenthümliche Structur des regenerirten Schwanzes bei den Eidechsen erkannt zu haben, sondern *Perrault*, der diese Verhältnisse schon im Jahre 1688 erkannte.

Bei der modernen Vielschreiberei kann es uns nicht Wunder nehmen, zu sehen, dass fast alle Erfolge der in biologischer Beziehung so ausserordentlich bedeutenden Versuche *Bonnet*'s und *Gachet*'s vergessen wurden. Und wenn auch in der Mitte unseres Jahrhunderts ein neues Moment hinzutrat, welches die nochmalige genaue Untersuchung der Regenerationsfrage durch die Fortschritte der vergleichenden Anatomie und Histologie vom veränderten Standpunkte aus als höchst interessant erscheinen liess, so ist es doch durchaus nicht zu entschuldigen, wenn man darüber die in anderer Richtung angestellten Vorarbeiten vollständig vernachlässigt.

Im Jahre 1847 finde ich eine Notiz, dass *Higginbottom* über die Zahl der Arten und die Entwickelung der Tritonen Grossbritanniens in der royal society eine kleine Abhandlung veröffentlichte.[1]) Hiernach kommt die Reproduktionsfähigkeit verlorener Glieder diesen Thieren nur bei einer Temperatur von 48—57° F. zu; sie verlieren dieselbe bei kälterer Witterung und im Winter. Auf welche Species sich diese Angaben beziehen, ist nicht gesagt; es kommen jedoch Verschiedenheiten bei den verschiedenen Arten vor.

Im Jahre 1849 erzählt *Ph. Gosse* in den Annals III p 307, dass einem scincartigen Reptil von Jamaica Maboyia agilis der Schwanz leicht abbricht und wieder wächst. 1853 gibt *Burnett* in den Proc. Boston. Soc. IV. p. 229 kleine Notizen über die Zerbrechlichkeit des Schwanzes der Glasschlange (Ophisaurus ventralis). Die Muskeln gehen nicht von einem Wirbel zum andern, sondern es heftet sich ein Theil der Fasern an die Haut an und der andere mitten zwischen zwei Wirbeln endigend. Dasselbe fand er bei Scincus fasciatus (Troschel).

1854 beschreibt derselbe wiederum einen Ophisaurus ventralis, der vor zwei Monaten seinen Schwanz verloren und ihn schon auf eine Länge von 3 Zoll reproduzirt hatte.[2]) Aeusserlich war die Ansatzlinie sichtbar und die Schuppen an dem ersten Zoll des neuen Theils waren unregelmässig. An den letzten zwei Zollen waren sie in deutlichen Reihen, wie am alten, geordnet. „Offenbar bildete sich ein Wirbel nach dem andern; zuerst bildete sich ein Wirbel an dem letzten Wirbel des alten Theils, dann folgen nacheinander die übrigen, bevor noch jedesmal der vorhergehende vollendet ist.“ Verfasser fand, dass die Bildung wie in der Embryologie stattfände; auch das Rückenmark war reproduzirt (Troschel).

Es wäre sehr wunderbar, wenn diese Beobachtungen nicht durchaus auf Täuschungen beruhten; denn wenn bei den nächsten Verwandten der Glasschlange, bei unserer Blindschleiche oder den scincartigen Eidechsen sich in dem regenerirten Schwanze ein Knorpelrohr befindet, wie dasselbe überhaupt bei allen regenerationsfähigen Reptilien von zuverlässigen Forschern gefunden wurde, so wäre es höchst merkwürdig, wenn bei einem Angehörigen dieser Familie sich auch die

---

[1]) Institut 1847, pag. 253. Annales XX, pag. 70.

[2]) Boston Proc. IV, p. 309.

Wirbel und sogar in der embryonalen Weise neu bilden sollten. Obgleich ich nicht Gelegenheit hatte, selbst eine Glasschlange auf ihre Regenerationsfähigkeit zu prüfen, so glaube ich dennoch nach den Analogien berechtigt zu sein, die Angaben *Burnett*'s als falsch zurückzuweisen.

Ueber die Regeneration bei Reptilien spricht erst wieder *Rankin*,[1]) dessen Versuche einigermassen ausführlich sind, wenn sie auch keinen Vergleich mit den früher besprochenen aushalten. Der Verlust des Schwanzes ist nach *R.* bei den Blindschleichen oft allein das Resultat instinktiver Anstrengung. Zuerst fliesst Blut aus, welches den Stumpf wie mit einer Kruste bedeckt. Von Tag zu Tag soll dann eine Verlängerung von ungefähr ½ Linie eintreten. Dieses Resultat hängt jedoch augenscheinlich ab von dem Alter, welches das Thier erreicht hat. Das neue Stück ist zuerst bedeckt mit einer unvollkommenen Haut, welche bald abgestossen wird; in 4—6 Monaten sind die Schuppen gebildet und der Reproduktionsprozess ist zu Ende. In einem Falle betrug der reproduzirte Theil, welcher 3 Zoll hinter der Cloake anfing, 5 Linien und bei einem jüngeren Exemplar, wo er 2 Zoll hinter der Cloake begann, 7 Linien. Im ersten Fall war das regenerirte Stück bedeckt von 7 Reihen Schuppen, im zweiten von 10 Reihen, einschliessend die letzte konische Schuppe. Dieselben sind vergleichsweise stark, schmal und zahlreich. Im ersten Falle hatte die Trennung dort stattgefunden, wo 10 Schuppen am Umfange des Schwanzes stehen; (die neuen Schuppen am Punkte der Vereinigung mit den alten sind 20 an der Zahl); im anderen Falle befanden sich 12 Schuppen an der Trennungsstelle. An der Vereinigung des reproduzirten Theiles mit dem alten Schwanze standen 18. Wirbel wurden nicht regenerirt.

Leydig hat in seinem Lehrbuch der Histologie, Hamm. 1857 pag. 62, eine kleine Notiz über einen regenerirten Schwanz einer Eidechse. „An einer ½ Zoll langen, äusserlich und auch auf dem Durchschnitt schwärzlich pigmentirten neugebildeten Schwanzspitze einer Eidechse war die Muskulatur aus verhältnissmässig kurzen Schläuchen gebildet, welche eine Rinden- und Achsensubstanz zeigten und in letzterer dicht aneinander gereihte querovale Kerne. Mitten durch die regenerirte Schwanzspitze zog ein weisslicher Streifen, einer Chorda dorsalis vergleichbar, bestand aber nicht aus den grossen Zellen der Chordasubstanz der Fische und Batrachier, sondern aus kleinen spindelförmigen, eng aneinander liegenden Zellen." Er kommt selbst später hierauf zurück und auch für mich ist es zweckmässiger, mit der Besprechung derselben bis zur nächsten im Jahre 1872 erschienenen Abhandlung *Leydig*'s zu warten.

Kneeland beschreibt in Proc. Boston VI. p. 371 und 428, „dass kleine Fische seinen Menobranchus die Kiemen abgefressen hätten, so dass nach 10 Tagen nur noch die Knorpelansätze derselben, hie und da besetzt mit einer Kiemenfranze, übrig waren. Als nun die Fischchen entfernt waren, begannen sie wieder zu wachsen und hatten im Laufe von 6 Monaten die Hälfte ihrer normalen Grösse wieder erlangt. Da die Lungen allein ausser dem Wasser nicht ausreichen, sondern die Thiere schon nach 4 Stunden starben, in diesem Falle sie jedoch durch das Fehlen

[1]) *Dan. R. Rankin* on the Structure and Habits of the Slowworm (Anguis fragilis). Linn. in Edinburgh new Philosophical Journal. Vol. V. New. Series 1857.

der Kiemen nicht litten, so glaubt Verfasser annehmen zu dürfen, dass die Hautrespiration im Wasser die Lungen hinreichend unterstütze, um die Blutumänderung zu bewirken." (*Troschel.*)

Eversmann[1]) sah in den Sammlungen in Algier einige Eidechsen mit doppeltem und eine mit dreifachem Schwanze; mitunter war einer der Schwänze der ursprüngliche, häufiger jedoch waren beide ergänzt.

Wie zwei Schwänze entstehen können, hat *Glückselig*[2]) in neuester Zeit an Thieren in der Gefangenschaft beobachtet. Es entsteht öfter durch irgend einen äusseren Einfluss eine Spalte am Wundrande, und diese ist es, welche die spätere Gabelung bedingt.

In den vorzüglichen Untersuchungen der vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien kommt *Gegenbaur*[3]) auf die Regeneration der Schwanzwirbelsäule zu sprechen (pag. 48). Er prüfte die von *H. Müller* in den Würzburger Verhandlungen II. Bd. 1852 p. 66 gemachten Beobachtungen und fügt über die histologische Structur des Knorpelrohres einige Details hinzu. In Betreff des Rückenmarkes hat *Gegenbaur* eine völlig von *H. Müller* und den früheren Beobachtern, die ihm jedoch sämmtlich unbekannt zu sein scheinen, abweichende Ansicht. Er sagt darüber: „Die Wirbelsäule setzt sich in das Knorpelrohr, das Rückenmark in das Contentum des Centralkanals fort. Die neu gebildete, an das Rückenmark sich anfügende Masse scheint jedoch nicht aus den Elementartheilen des Rückenmarks zu bestehen, so dass eine Regeneration der Medulla spinalis nicht statt hat. Ich zweifle nicht daran, dass dasselbe Verhalten auch an dem von *H. Müller* untersuchten Doppelschwanze sich fand."

Gegenbaur wird hauptsächlich dadurch in seiner Ansicht bestärkt, dass er nirgends regelmässige Communicationen nach aussen von dem Kanal des Knorpelrohres abgehen sieht.

Auch bei Hemidactylus fand *Gegenbaur* dieselben Verhältnisse, wie bei den Eidechsen. Hier sah er ab und zu nach oben gehende, die Wandung des Kanales senkrecht durchsetzende Communicationskanäle.

„Was hier aus- oder eintritt, bleibt mir unklar. An Nerven möchte jedoch nicht leicht gedacht werden können, denn im Kanale finde ich ausser lockerem Bindegewebe nur 2—3 Röhren von verschiedenem Kaliber, die ich für Blutgefässe halten muss."

Gegenbaur hat diese Beobachtungen nur ganz nebenbei an einigen wenigen Exemplaren bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Wirbelsäule gemacht.

Da seine Methoden der Untersuchung für diese zarten Elemente viel zu derb waren (er führte eine Borstensonde ziemlich weit vorn in den Rückgratkanal ein und fand, dass dieselbe aus dem Rückgratkanal in den Kanal des Knorpelrohrs eindrang), so ist es klar, dass *Gegenbaur* die ausserordentlich zarte Fortsetzung des Rückenmarks nicht erkennen konnte.

---

[1]) *Eversmann*, Erinnerungen aus einer Reise in's Ausland 1857—1858 im Bulletin d. naturalistes de Moscau 1858.

[2]) *Glückselig*, Ueber das Leben der Eidechsen, Verhandlungen des zool.-bot. Vereins in Wien 1863.

[3]) Leipzig 1862.

Die zunächst zu besprechende Arbeit von *Heinrich Müller* „Ueber Regeneration der Wirbelsäule und des Rückenmarkes bei Tritonen und Eidechsen“ [1]) ist die letzte, welche die allgemeinen regenerativen Vorgänge bei Amphibien und Reptilien eingehender behandelt.

Die einschlägige Literatur ist *H. Müller* allerdings fast ganz fremd, er kennt nur die kurze Notiz von *Cuvier* und eine andere Angabe von *Js. Geoffroy St. Hilaire*, welche beide nur kurz und unbestimmt gehalten sind, so dass es sich hierdurch erklären lässt, dass *H. Müller* sich eine Entdeckung zuschreibt, welche schon fast zweihundert Jahre vorher von *Perrault* [2]) gemacht worden war.

Bereits im Jahre 1852 trug *Müller* in der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg [3]) über die eigenthümliche Structur eines regenerirten doppelten Eidechsenschwanzes vor; im Jahre 1857 veröffentlichte er seine erweiterten Untersuchungen auf der Naturforscherversammlung in Bonn [4]) und trat endlich 1864 mit der abgeschlossenen Arbeit vor das Forum der Wissenschaft.

Müller änderte seine Meinung über das Knorpelrohr und das regenerirte Rückenmark einige Male, kam aber endlich zu einer Ansicht, welche schon von *Dugès* und *Gachet* vertreten wurde.

Ueber die Regeneration der Wirbelsäule bei Tritonen verbreitet er sich ausführlich und geht auch auf die gewebliche Differenzirung genauer ein, so dass ich Gelegenheit haben werde, bei der Ausführung meiner eigenen Beobachtungen wiederholt auf diese Arbeit zurückzugreifen.

Als Hauptresultat ist anzuführen, „dass sich eine vollständige knorpelige Wirbelsäule entwickelt, welche aus einer Reihe von Körpern mit oberen und unteren Bogen besteht. Die Axe des regenerirten Wirbelsystems bildet ein continuirlicher Knorpelstrang, welcher sich unmittelbar an die Reihe der ursprünglichen Wirbelkörper anschliesst und am vorderen Ende die Dicke derselben erreicht.“ Sehr wichtig ist die Entdeckung *H. Müller*'s, dass das Ende des normalen Tritonenschwanzes nicht von einer knöchernen Wirbelsäule, sondern von einem knorpeligen Strang durchzogen ist, obgleich sich *Müller* nicht völlig der ausserordentlichen Tragweite dieser Entdeckung bewusst ist.

Sehr wohl hat er jedoch gesehen, dass die regenerirten Wirbel sich aus einem continuirlichen Knorpelstrang ohne eine voraufgehende Chorda entwickeln, gerade wie dies die letzten Wirbel eines ursprünglichen Schwanzes ebenfalls thun.

Das regenerirte Rückenmark bei Tritonen ist zuerst dem Filum terminale des ursprünglichen Schwanzes zu vergleichen, es vergrössert sich jedoch allmählich und nimmt so nach und nach Gestalt und Structur des normalen Rückenmarkes an.

Auch die Spinalganglien werden vollzählig regenerirt. Ueber das Knorpelrohr des regenerirten Eidechsenschwanzes bringt *Müller* wenig Neues, da er aber, wie gesagt, die ältere Literatur nicht kennt, so verbreitet er sich ausführlich über die Structur und Entstehung desselben.

[1]) Gratulationsschrift der physikal.-medizin. Gesellschaft in Würzburg zu der Jubelfeier der Senkenberg'schen Stiftung. Frankfurt a. M. 1864.

[2]) *Perrault* l. c. (pag. 14) 1688.

[3]) Verhandlungen Bd. II, S. 66.

[4]) Amtlicher Bericht für 1857.

Die Continuität des das Lumen des Knorpelrohres durchsetzenden Stranges mit dem Rückenmark weist er überzeugend nach und hält denselben auch dem ursprünglichen Rückenmark für morphologisch gleichwerthig, indem er sagt: „In diesem aus dem Rückenmark hervorwachsenden Strang sind nun nervöse Elemente mit Sicherheit zu erkennen."

Sicherer als Ganglienzellen glaubt er feine markhaltige Nervenfasern nachweisen zu können.

Die von *Müller* angestellten physiologischen Versuche geben allerdings ein mehr negatives Resultat, denn der regenerirte Schwanz macht weder automatische Bewegungen, wenn er völlig von dem ursprünglichen getrennt ist, noch lassen sich an demselben nach mechanischer Reizung Reflexbewegungen mit Sicherheit nachweisen.

Spinalganglien fehlen dem regenerirten Rückenmark vollständig und ebensowenig sind regelmässige Oeffnungen vorhanden, durch welche Nervenfasern hindurchgehen könnten. Auch bei anderen Reptilien beobachtete *Müller* regenerirte Schwänze, so bei den Geckotiden und bei Anguis und theilt mit, dass sich in der zootomischen Sammlung in Würzburg ein Skelet von Draco volitans befindet, „wo an die vordere, erhaltene Hälfte des 19. Schwanzwirbels sich ein über 2 cm. langer Strang aus stark verkalktem Knorpel anschliesst, der an Dicke die Schwanzwirbel eher übertrifft."

Bei einem Skelet von Iguana ist die Wandung des Knorpelrohres des regenerirten Schwanzes durchsetzt von einer grossen Anzahl kleiner Kanäle, die von mehr oder weniger vollkommener Knochensubstanz umgeben sind.

Bei der zweischwänzigen Eidechse, welche *Müller* auf diese Untersuchung leitete, waren Knorpelröhren in beiden Theilen vorhanden; auf das merkwürdige Verhalten des Rückenmarkes komme ich später zurück.

Aus dem soeben mitgetheilten kleinen Auszug sieht man, dass *Müller* die Untersuchung schon von einem anderen Gesichtspunkte aus begonnen und zum Theil auch glücklich durchgeführt hat. Eines seiner Hauptresultate verdankt er der Vergleichung der regenerirten Theile mit dem normalen Schwanzende und der embryonalen Entwickelung. Wenn wir auch bedauern müssen, dass *Müller* die früheren diesbezüglichen Arbeiten nicht kannte, so wird in seinen Versuchen doch stets so viel des Lehrreichen zu finden sein, dass jeder spätere Forscher dieselben genau studiren und ihre Erfolge als Basis für seine Untersuchungen benützen muss.

Da ich in der historischen Uebersicht nur diejenigen Arbeiten aufführe, welche sich mit den allgemeinen Erscheinungen der Regeneration befassen, dagegen die Untersuchungen über die Regeneration einzelner Gewebe erst in dem speziellen Theil besprechen und benützen werde, so habe ich bis auf die Arbeiten von *Leydig* und *Philippeaux* nur wenige kleinere Mittheilungen zu erwähnen, welche ich hier der Reihe nach aufzählen will, um mit den genannten grösseren Arbeiten diese Abtheilung zu beschliessen.

Im Jahre 1863 bespricht *Tytler*[1]) den Farbenwechsel, die Häutung und die Regeneration des Schwanzes bei den Ascalaboten. Er hat bei 9 Arten die Wiedererzeugung des Schwanzes

[1]) Journal of the Asiatic Soc. of Bengal. 1865. p. 535.

beobachtet und glaubt, dass eine Zeit von 3 Wochen für diese Thiere genügend sei, den Schwanz vollständig zu reproduziren.

Giebel[1]) hat eine Eidechse mit 2 Schwänzen erhalten, geht aber nicht auf den anatomischen Bau derselben ein.

Holfert[2]) berechnet auf jeden Tag im Durchschnitt 2 mm. Wachsthum für einen sich regenerirenden Schwanz bei Lacerta agilis.

Wiedersheim[3]) beobachtet das Nachwachsen der Kiemen bei Siren lacertina, und Fräulein *v. Chauvin*[4]) dieselbe Erscheinung bei dem Axolotl, wodurch die früheren Beobachtungen von *Dumeril*[5]) bestätigt werden.

Erber[6]) hatte Gelegenheit, eine Siren lacertina lebend zu beobachten. Als er das junge Thier erhielt, waren ihm die Füsse und Kiemen gänzlich abgefressen; dieselben entwickelten sich aber vollkommen wieder.

Da schon *Siebold*[7]) im Jahre 1828 darauf aufmerksam macht, dass monströse Extremitäten keine seltenen Erscheinungen bei Molchen und dass dieselben in der Regel nicht angeboren, sondern Regenerationserscheinungen sind, so wird es wohl angezeigt sein, auch über die in letzter Zeit so häufig beobachteten Missbildungen etwas hinzuzufügen.

So bildet vor Allem *Dumeril*[8]) eine ganze Reihe Monstrositäten, die er an Axolotl'n beobachtet, ab. Dieselben beziehen sich besonders auf die Bildung der Zehen und sind sicher sämmtlich durch abnorm verlaufende Regeneration in dieser Weise deformirt. Dann gehören hierher die oftmals beobachteten Tritonen mit abnorm gebildeten Extremitäten und der Triton mit 5 Beinen, welchen *Reuter*[9]) in der naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Chemnitz vorzeigte. Sehr unwahrscheinlich ist es mir jedoch, dass die überzähligen Extremitäten der Anuren durch eine abnorm verlaufende Regeneration entstanden sein sollten, unter ähnlichen Bedingungen, wie die doppelten Schwänze der Eidechsen. Auffallend ist allerdings die grosse Zahl der beobachteten Fälle, denn *Gervais*,[10]) *Dumeril*,[11]) *Cisternas*[12]) und *Giebel*[13]) beschreiben Batrachier mit überzähligen Extremitäten und ich selbst habe Gelegenheit gehabt, bei Herrn Dr. *Fröhlich* in Aschaffenburg einen lebenden Frosch mit drei Hinterbeinen zu beobachten.

[1]) Zeitschrift f. d. ges Naturw. 24. p. 28. 1865.

[2]) Sitzungsber. der Gesellschaft Isis in Dresden 1869. p. 148.

[3]) Morphol. Jahrb. III. Heft 4.

[4]) Zeitschr. f. w. Zool. XXVII. Heft 4.

[5]) Bulletin de la societé imp. d'acclimat. Oct. 1867. Nouvelles Archives du Museum d'histoire nat. III. p. 189 und Comptes rendus 1867. p. 242.

[6]) Verhandlung. der zool.-bot. Gesellsch. in Wien 1876. p. 114 (nach Troschel Jahresber.).

[7]) *c. Siebold*, Observationes quaedam de Salamandris et Tritonibus. Diss. Berolini 1828.

[8]) Nouvelles Archives du Museum d'histoire nat. III. p. 119. pl. 5.

[9]) Bericht d. Gesellsch. 1875. p. 26.

[10]) Comptes rendus p. 59. p. 801. 1864 und Revue et magasin de zoologie XVI p. 356.

[11]) Comptes rendus p. 60. 1865. Revue et mag. de Zoologie 17. p. 170. Nouvelles archives du Museum I. p. 309. pl. 20.

[12]) Revue et mag. d zool. 17. p. 287.

[13]) Zeitschr. f. die ges. Naturw. 29. p. 504.

Auch *Leydig*[1]) erwähnt eine Anzahl von Missbildungen, deren Entstehung nicht klar ist.

Da meine Versuche über die Regenerationsfähigkeit der Extremitäten jüngerer und älterer Anuren, wie ich hier schon voraufschicken will, ein durchaus negatives Resultat hatten, so bin ich der Ueberzeugung, dass hier wirklich angeborene Missbildungen vorliegen, gerade wie dies bei den ebenfalls so häufig beobachteten und unter Anderen von *de Betta*, *Schrott*, *Dobson*, *Dorner*, *Yarrow* und *Kingsley* beschriebenen zweiköpfigen Schlangen der Fall ist, welche Formstörungen in ähnlicher Weise ihre Erklärung finden, wie die durch Verwachsung mehrerer Embryonen entstandenen, oft so wunderbar verzerrten Monstra aus der Classe der Säugethiere oder der Vögel.

Ungemein interessant ist es, einen Forscher wie *Leydig* sich über die wichtige Regenerationsfrage aussprechen zu hören. Nur nebenbei berührt *Leydig*[2]) in seinem grossen Werke über die einheimischen Saurier die Regeneration des Eidechsenschwanzes, aber dennoch ist eine Fülle von anregenden Gedanken in diesen wenigen Seiten enthalten.

Der Grund der leichten Brechbarkeit des Eidechsenschwanzes beruht nach *Leydig* wahrscheinlich in der Quertheilung der Schwanzwirbel, wobei der Umstand sehr bemerkenswerth ist, dass gerade in der Gegend des siebenten Wirbels (wo die Quertheilung beginnt), der Schwanz am leichtesten abknickt. Ferner trägt dazu bei die Anordnung der Schuppen, der Schwanzmuskulatur und die massenhafte Ansammlung von Fett um die Wirbel herum.

Ueber den Regenerationsprozess beobachtete *Leydig* Folgendes: Nachdem die Wunde sich zusammengezogen hat, beginnt die Neubildung sofort in Form einer schwärzlichen Warze, welche sich kegelförmig verlängert. Der neugebildete Theil ist meistens gleich anfangs stark pigmentirt, seltener hell wie bei Lac. muralis var. campestris, wo erst später der Rücken einen schwärzlichen Streifen erhält als Fortsetzung der dunklen Bandstreifen des unversehrten Schwanzes.

Im Winter ist das Wachsthum des neuen Theiles kaum nennenswerth.

Den eigenthümlichen Knorpelfaden, der die Stelle des knöchernen Wirbelsystemes vertritt, hat *Leydig* mehrfach untersucht und seine Resultate stimmen im Allgemeinen mit denen der älteren Forscher überein. Er hält das Knorpelrohr in einem gewissen Sinne, besonders auch nach seiner Bedeutung für Chordaähnlich, wofür er auch den morphologischen Befund anführt, dass bei einem nachgewachsenen Schwanz einer Lac. agilis „die Zellen durch Grösse und sonstige Beschaffenheit doch etwas an das Gewebe der Chordasubstanz erinnern.“ Mit Benutzung der Untersuchung *Gegenbaur*'s über die Wirbelbildung kommt *Leydig* zu folgendem Schlusssatz:

„Vergleichen wir mit diesen Vorgängen den Knorpelfaden im regenerirten Schwanz, so ist hier allerdings die Chorda im engeren Sinne, oder in ihrem Axentheil, nicht vorhanden; aber zugegen sind die Rinden oder scelettbildenden Schichten, das heisst ein verkalkender Knorpel und ossificirendes Bindegewebe als Grundlage für Wirbelkörper und obere Bogen. Die wirkliche Sonderung und Gliederung in Wirbel erscheint aber meist gehemmt oder nur auf eine Strecke des „Knorpelfadens“ beschränkt, so dass der grösste Theil im sonst vorübergehenden Zustand sich erhält.“

[1]) Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877. Mit 9 Taf. (Anhang).

[2]) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. pag. 64 ff.

„Aber gleich wie man sagt, die Chorda sei bei Embryonen ein Vorläufer, bei manchen Fischen dauernd ein Vertreter der Wirbelsäule, so lässt sich auch vom Knorpelfaden im Schwanz der Eidechsen behaupten, dass er jene Schichten und Theile in sich begreift, welche sonst aus der Scheide der Chorda ihren Ursprung nehmen; das ganze Gebilde behalte sonach etwas Chorda-ähnliches und sei in gewissem Sinne auch Chorda. Und nach dieser Auffassung liegt kein Widerspruch darin, wenn man hinwiederum gelten lässt: der Knorpelfaden stelle ein unfertiges Rückgrat vor."

Da ich auf diese Arbeit im speziellen Theil noch öfter zurückkommen werde, so behalte ich mir die Besprechung einiger anderer Stellen bis dahin vor und will hier nur noch erwähnen, dass *Leydig* selbst bei normalen Exemplaren von L. viridis, L. muralis und L. vivipara im Innern des Schwanzes ein Knorpelrohr von zwei bis drei Zoll Länge gefunden hat, das sich ganz so verhielt, wie das Knorpelrohr des regenerirten Schwanzes. Ob *Leydig* sich in diesem Punkte nicht getäuscht hat, wage ich nicht zu entscheiden; nach meinen Beobachtungen jedoch liegt stets eine Regeneration vor, wenn ein Knorpelrohr die Stelle der knöchernen Wirbel vertritt. Sollten dennoch Eidechsen vorkommen, deren normaler Schwanz den anatomischen Bau eines regenerirten zeigte, so liesse sich dies vielleicht durch Atavismus erklären, wenn es nachgewiesen wäre, dass solche Individuen von Eltern mit regenerirten Schwänzen abstammten. Auf die sonstigen Theorien, welche sich hieran knüpfen liessen, komme ich ebenfalls später zurück.

Die letzten Arbeiten allgemeineren Inhaltes, die ich an dieser Stelle noch zu besprechen habe, sind die von *Philippeaux*, welcher seit Jahren die Regenerationsfrage bearbeitet und dem wir einige recht hübsche Resultate verdanken. Durch seine ersten Experimente [1]) wies er nach, dass die Gliedmassen von Triton cristatus nur dann sich regeneriren, wenn wenigstens der Basaltheil derselben an seiner Stelle bleibt; im nächsten Jahre folgten Versuche über den Axolotl,[2]) die den Beweis dafür beibrachten, dass die Vorderbeine nur dann sich regeneriren, wenn der Schultertheil am Körper zurückbleibt; im anderen Falle wird die Wunde nur vernarbt.

Von späteren Arbeiten desselben Forschers sind mir zugänglich geworden: Note sur les résultats de l'exstirpation complète d'un des membres antérieurs sur l'Axolotl et sur la salamandre aquatique,[3]) und: Expériences montrant que les mamelons exstirpés sur de jeunes Cochons d'Inde ne se régénèrent point.[4])

Im letztangeführten Aufsatz beschreibt der Verfasser, dass nach vollkommener Exstirpation der Brustwarzen bei jungen Meerschweinchen, ungeachtet die Thiere trächtig wurden, die Brustdrüse und die ductus galactophori sich entwickelten, niemals eine Regeneration der Warze.

In einer ferneren Arbeit [5]) zeigt *Philippeaux*, dass auch die Milchdrüsen sich nicht wieder neubilden, ebensowenig wie andere innere Organe, ja selbst die Fischflossen dürfen nicht ganz abgeschnitten sein, wenn sie nachwachsen sollen.

[1]) Comptes rendus Oct. 1866 p. 576—578. Annales nat. hist. 19. p. 72.

[2]) Comptes rendus Juni 1867. Annales nat. hist. 20. p. 149. Annales des scienc. nat. VII. p. 228.

[3]) Gaz. méd. de Paris 1874. p. 105.

[4]) Comptes rendus 8. Febr. 1876. p. 402.

[5]) Expériences montrant que les mamelles enlevées sur de jeunes Cochons d'Inde femelles ne se régénèrent point; in Comptes rendus T. 81. p. 201.

Die Experimente über Tritonen wiederholt *Philippeaux*[1]) noch einmal und kommt zu dem Resultat, dass auch exartikulirte Gliedmassen der Amphibien sich nicht mehr regeneriren.

Aus allen seinen Versuchen zieht er den Schluss, dass eine Regeneration von Organen nur dann möglich sei, wenn diese Organe nicht vollständig entfernt worden sind.

Im speziellen Theil werde ich nachzuweisen versuchen, wie weit dieser Satz allgemeine Gültigkeit hat und wie weit er auf Täuschung des französischen Forschers beruht, der entschieden zu weit geht, wenn er die Resultate der bei Säugethieren angestellten Versuche direkt auch auf die Amphibien überträgt, welche sich durch eine bedeutend grössere Reproduktionskraft auszeichnen. Ausserdem ist der Satz auch durchaus nicht neu, denn schon *Bonnet* und *Blumenbach* erwähnen ihn bei der Regeneration des Auges der Tritonen.

Hier sollten nun noch Experimente von allgemeinerer Bedeutung über die Regenerationserscheinungen bei Fischen, Vögeln und Säugethieren besprochen werden, dieselben fehlen aber ausser den wenigen schon erwähnten Versuchen vollständig oder sie sind trotz allgemeiner Bedeutung doch nur an einem einzelnen Organ oder Gewebe angestellt worden, so dass sie zweckmässiger in dem speziellen Theil ihre Stelle finden.[2])

Was über die Regeneration bei Wirbelthieren sonst noch bekannt ist, lässt sich in wenigen Worten zusammenfassen.

Höchst interessant sind vor allen Dingen diejenigen Regenerationserscheinungen bei den höheren Thieren, welche anscheinend pathologisch dennoch als rein physiologische bezeichnet werden müssen, wie das Abwerfen und Neubilden der Geweihe bei den hirschähnlichen Thieren. Die so enorm grosse Gewebsmasse, welche in den Hirschgeweihen enthalten ist, wird in verhältnissmässig kurzer Zeit erneuert und innerhalb 4—5 Monaten prangt das neue Geweih in der Stattlichkeit des alten. Sicher ist es, dass durch das jährliche Abwerfen auch Defecte oder Missbildungen, mit denen das alte Geweih behaftet war, verloren gehen, und das neue Geweih stets bestrebt ist, sich möglichst dem normalen Typus anzupassen.

In ähnlicher Weise fesselt uns die Mauser der Vögel,[3]) da bei diesem Prozess innerhalb sehr kurzer Zeit das ganze Federkleid erneuert wird. Eine einzelne abgeschnittene Feder wächst nicht wieder nach, sondern der Stumpf bleibt bis zur nächsten Mauser, so dass die Beobachtung von *Treviranus* und *Arnemann*, welche das Gegentheil bei einem Huhn gesehen haben wollen, in den Bereich der Fabel zu verweisen sein dürfte. Ebenso wird es sich wohl mit der Wiedererzeugung des Schnabels verhalten. Ob die Angabe von *Aristoteles* und *Plinius*, dass den jungen Schwalben

[1]) Les membres de la Salamandre aquatique bien extirpés ne se regénérèrent point. in Comptes rendus T. 82. Nr. 20.

[2]) Trotzdem die grosse Arbeit von *Demarquai:* de la régénération des organs et des tissus viele allgemeine Gesichtspunkte berührt, ziehe ich es doch vor, die einzelnen Capitel derselben im speziellen Theil zu besprechen, da ich mich vielfach mit derselben zu beschäftigen habe.

[3]) Ueber die Regeneration der Federn vergl. man die neuere Arbeit von *S. Samuel:* Archiv f. patholog. Anat. u. Physiologie etc. von *Virchow*, 50. Band, 1880, p. 323 ff.

die ausgestochenen Augen nachwachsen, dasselbe Schicksal verdient, dürfte wohl noch einer näheren Prüfung zu unterziehen sein. Trotz des sehr raschen Stoffwechsels ist die Regenerationsfähigkeit der Vögel ausserordentlich gering und da sich bei den Fischen, welche sich durch grosse Langsamkeit des Stoffwechsels auszeichnen, dieselbe Erscheinung zeigt, so kann man hieraus den allgemeinen Satz formuliren, dass die Schnelligkeit des Stoffwechsels keinen Einfluss auf die Regenerationserscheinungen ausübt.

Sieht man bei den Fischen ab von den sich während der Fortpflanzungsperiode auf der Epidermis bildenden Verdickungen und perlartigen Auswüchsen, so beschränkt sich die Regenerationsfähigkeit auf die Ausbesserung verstümmelter Flossen und kleiner Hauttheile, auch werden die Schuppen, wenn auch nur in geringer Anzahl, neugebildet. Dass die Zähne bei den meisten Fischen fortwährend neugebildet werden, ist bekannt, gehört jedoch als vollständig physiologischer Act nicht hierher.

Es beschränkt sich somit die pathologische Regeneration bei den Fischen, Vögeln und Säugethieren auf einen einfachen Wundheilungsprozess, auf das Nachwachsen der Epidermis und die Neubildung von Epidermisbildungen wie der Nägel, Haare, Hörner und Geweihe, während vor Allem ganze Organe oder gar Organsysteme von der Regenerationsfähigkeit völlig ausgeschlossen sind. Was die Gewebe anbelangt, so regeneriren vor allen Dingen bei sämmtlichen Thieren diejenigen am besten und leichtesten, deren Wachsthum ein unbegrenztes ist, wie z. B. die Intercellularsubstanzen, und unter diesen ausser Blut, Lymphe und anderen Secreten vorzüglich die Pseudocuticulae und der Hyalinknorpel.

Fernere für die folgende Untersuchung werthvolle Resultate, welche aus der vorhandenen Literatur geschöpft werden können, sind

Erstens: Der schon bei der Wurmregeneration bekannt gewordene Satz — je weniger complizirt die verloren gegangenen Theile gebaut sind, desto leichter regeneriren sie — muss dahin erweitert werden, dass die Wiedererzeugung um so schneller, leichter und vollkommener geschieht, je allgemeiner die Bedeutung des verloren gegangenen Theiles ist.

Zweitens: Junge Thiere regeneriren leichter und vollkommener als ältere; bei einzelnen Arten hört das Reproduktionsvermögen nach abgeschlossenem Wachsthum sogar vollständig auf.

Drittens: Die Reproduction ist abhängig von äusseren Umständen, besonders von den Einflüssen der Jahreszeit und der Witterung. Dann aber übt auch die direkte Umgebung einen sichtbaren Einfluss aus, da der Wasseraufenthalt entschieden günstiger ist, als der Landaufenthalt.

Viertens: Je höher organisirt das Thier ist, desto geringer ist seine Reproduktionsfähigkeit, jedoch soll damit nicht gesagt werden, dass die auf niederer Stufe stehenden Thiere stets besser regeneriren müssten, als die höher organisirten.

II. Eigene Untersuchungen.

A. Untersuchungs-Methoden.

Da meine Vorarbeiten im ungünstigsten Monat des Winters, im Januar begonnen wurden, so musste ich mich zunächst darauf beschränken, conservirtes Material zu benützen, welches mir denn auch in reichstem Masse durch die Herren Professor *Semper* und Dr. *Braun* zur Verfügung gestellt wurde.

Ich erhielt hierdurch eine sehr werthvolle Reihe regenerirter Theile von ausländischen Ascalaboten und anderen Reptilien, aber auch von europäischen Amphibien, so dass ich die Wintermonate hindurch vollständig mit der Zerlegung dieses Materials in Schnittserien beschäftigt war.

Als die Witterung günstiger wurde, sammelte ich sofort diejenigen Amphibien und Reptilien, welche die Umgebung Würzburgs darbot, auch bezog ich einige seltenere Thiere von Gebrüder *Sasse* in Berlin. Meine Aufmerksamkeit wurde bald auf Pleurodeles Waltlii gelenkt, der sich durch ausserordentliche Reproductionskraft auszeichnet, so dass ich mit diesem Thiere ganz besonders zahlreiche Versuche anstellen konnte.

Benutzt wurden von geschwänzten Amphibien in frischem Zustande: Proteus anguineus, Siredon pisciformis und verschiedene Tritonen wie Tr. taeniatus, Tr. cristatus, Tr. alpestris, Tr. helveticus, Tr. marmoratus im erwachsenen Zustande, sowie die Larven von Triton taeniatus und Tr. cristatus; ferner Salamandra maculosa erwachsen und als Larve, und wie vorher erwähnt Pleurodeles Waltlii.

Von anuren Amphibien untersuchte ich die Larven von Hyla arborea, Pelobates fuscus, Bufo vulgaris, Bufo calamita, Bombinator igneus, Rana esculenta und Rana temporaria.

Das lebende Material an Reptilien war schwieriger zu beschaffen, ich erhielt jedoch hübsche Regenerationsstadien nach eigenen Experimenten von Lacerta agilis, Lac. ocellata, Platydactylus facetanus und Anguis fragilis. Regenerirte Schwanztheile von Lacerta muralis (auch von deren Varietäten Lac. Lilfordi und Lac. faraglionensis), Platydactylus

verus, Pl. mutilatus, Phyllodactylus europaeus Hemidactylus frenatus, Hem. platyurus und Senira bicolor standen mir nun in conservirtem Zustande zur Verfügung.

Auch bei den lebend gehaltenen Thieren wurde das Hauptgewicht auf vorzüglich conservirte und in Schnittserien zerlegte regenerirte Theile gelegt, die Untersuchung an frischen Geweben dagegen nur zur Controle angewendet.

Für die verschiedenen Organe, sowie für die aufeinanderfolgenden Stadien war eine sehr differirende Conservirungsmethode nothwendig, was durch die verschiedenartige Consistenz der Gewebe leicht erklärbar wird.

Im Allgemeinen räume ich bei älteren Stadien der Chromsäure den Vorzug vor allen anderen Reagenzien ein. Ein etwa drei Wochen alter regenerirter Schwanz von Triton taeniatus oder anderen erwachsenen Urodelen wurde ca. sechs Stunden in zweiprozentige Chromsäure gelegt und dann tüchtig in fliessendem Wasser ausgewaschen, woran sich die bekannte Methode mit verdünntem Spiritus bis zum Einbetten in Paraffin anschliesst.

Waren die betreffenden Theile bereits verkalkt, so wurde nach vollkommener Härtung in absolutem Alkohol mindestens dreiprozentige Salpetersäure zum Entkalken benutzt, in welcher dieselben 12 bis 24 Stunden verweilten. Darauf wurde wiederum in fliessendem Wasser sorgfältig ausgewaschen und dann gefärbt.

Als Tinction verwandte ich in erster Zeit fast nur Pikrokarmin, das in der von Dr. *Braun* bekannt gegebenen Weise bereitet wurde, später auch die *Kleinenberg*'sche Haematoxylinlösung in der von *Strasser* zuerst angewendeten Modification, dann aber theilte mir Herr Dr. *Born* in Breslau seine Methode der Methylvioletfärbung mit, welche ich in der Folge für dickere Objecte fast ausschliesslich benützte und mit der ich vortreffliche Resultate erzielte. Für letztere Färbung ist jedoch die vorhergehende Behandlung mit Salpetersäure auch bei solchen Theilen unerlässlich, welche durchaus noch nicht verkalkt sind; erst nach derselben erhält man ausserordentlich schöne Bilder mit stark differenzirter Kernfärbung und dunkler Knorpelgrundsubstanz.

Die sehr zarten Gewebe der ersten Stadien werden ebenfalls am besten mit weinfarbener Chromsäure behandelt, deren Einwirkung jedoch nur so lange währen darf, bis die zu untersuchenden Gewebstheile abgetödtet sind, also bei der sich neubildenden Epidermis höchstens zehn Minuten. Gute Resultate erzielte ich bei ganz jungen Geweben auch durch die Anwendung von Ueberosmiumsäure, welche in einer Verdünnung von 5—10 pro Mille angewendet wurde. Pierinsäure und *Kleinenberg*'sche Pierinschwefelsäure waren nur bei älteren regenerirten Reptilienschwänzen anwendbar, wo sie zu gleicher Zeit zum Entkalken benutzt wurden. Ganz unbrauchbar erwiesen sich die sonst verwendeten Chromsalze, besonders auch für junge Stadien, wie dies schon von *Flemming* und *Mayzel* für die Epithelien hervorgehoben wurde.

Da aus den im ersten Theil in weitläufiger Weise besprochenen früheren Regenerationsversuchen hervorgeht, dass solche Thiere, welche ein wahrhaft amphibisches Leben führen, das heisst einen Theil des Jahres auf dem Lande, den anderen aber im Wasser zubringen, in diesem Element eine grössere Reproductionsfähigkeit besitzen, wie in der Luft, so hielt ich die verschiedenen Tritonenarten sowie Pleurodeles Waltlii in kleinen Beckenaquarien, die soweit mit Wasser

gefüllt waren, dass die Thiere dasselbe nie ganz verlassen konnten, am Athemholen jedoch nicht behindert waren, da ihnen hineingelegte Steine das Hinaufklettern bis an den Wasserspiegel ermöglichten. Da Pleurodeles [1]) sich sehr wahrscheinlich sein ganzes Leben hindurch im Wasser aufhält, so fühlten sich meine Exemplare unter den angegebenen Bedingungen auch höchst behaglich, weniger war dies bei den Tritonen der Fall, welche auf alle mögliche Weise versuchten, dem immerhin engen Behälter zu entkommen. Die Fühllosigkeit, mit welcher die Urodelen im Allgemeinen und besonders die Tritonen selbst bedeutende Verstümmelungen ertragen, hebt den Beobachter glücklicherweise über moralische Bedenken hinweg, welche leicht eintreten könnten, wenn man die oft sehr grausame Art betrachtet, mit der diese Geschöpfe oftmals zum Dienste der Wissenschaft gemartert werden müssen. Einige Beispiele werden jedoch bezeugen, dass diese Thiere besonders im Larvenzustand auch gegen grosse Verletzungen fast gar nicht reagiren. So schnitt ich im August 1879 einer beinahe vollständig erwachsenen, eben gefangenen Larve von Triton cristatus ein zolllanges Stück vom Schwanze mit einer scharfen Scheere ab. Das Thierchen wechselte kaum den Platz in seinem Behälter und schnappte begierig nach dem sich lebhaft bewegenden abgeschnittenen Schwanzstück, das ich ihm einige Minuten später mit der Pinzette vor das Maul hielt. Am unempfindlichsten zeigte sich Pleurodeles, denn seine Fressbegier übertraf stets den Schmerz, welchen er bei den vielfachen Amputationen doch erdulden musste: ein erwachsenes Weibchen verzehrte ruhig einen grossen Regenwurm, während ich ihm ein Stück Schwanz und ein Hinterbein amputirte. Bedeutend empfindlicher sind bereits die ausgewachsenen Salamandra maculosa und besonders sämmtliche Reptilien. Die Eidechsen empfinden sehr wahrscheinlich lebhaften Schmerz, wenn ein grösseres Stück ihres Schwanzes verloren geht, obgleich viele Momente darauf hinzudeuten scheinen, dass teleologisch betrachtet der Eidechsenschwanz ganz danach beschaffen ist, durch seine leichte Brechbarkeit dem Thiere selbst zum Schutze zu dienen, es sich bei der Reproduction desselben also um einen physiologischen Act handelt.

Dennoch sind die verstümmelten Thiere nicht so munter wie sonst, nehmen fast keine Nahrung zu sich und suchen sich möglichst gut unter Moos oder Steine zu verkriechen. Da man in Würzburg zu jeder Zeit im Sommer eine grössere Anzahl von Lac. agilis bekommen kann, welche regenerirte Schwänze besitzen, so konnte ich meine Versuche an diesen Thieren sehr einschränken und amputirte nur drei oder vier Exemplaren ein Stück des Schwanzes mittelst einer scharfen Scheere, einigen anderen dagegen wurde ein Theil des Schwanzes ausgerissen, um möglichst dieselben Verhältnisse herzustellen, unter denen die Eidechsen in der Freiheit genöthigt sind, den Defect wieder auszubessern. Da der Schwanz, wie bereits durch *Leydig* nachgewiesen ist, stets an den gleichen Stellen abbricht, so werden bei letzterem Versuch stets ähnliche Resultate erzielt.

Sehr empfindlich ist ferner der auch ausserdem schwer in Gefangenschaft zu erhaltende Platydactylus facetanus gegen jede Verstümmelung.

[1]) *Fraisse*: Beiträge zur Anatomie von Pleurodeles Waltlii. Würzburg Staudinger. 1880. pag. 17.

Es gelang mir jedoch, vier dieser Thiere etwa 6 Wochen lang lebend zu erhalten, obgleich ich allen ein gutes Stück ihres Schwanzes abgebrochen hatte.

Da die Gecko's aber jede Nahrung verschmähten, war ich genöthigt, sie mit Stubenfliegen und anderen weichhäutigen Insekten zu stopfen, was denn auch den Erfolg hatte, dass sie sich regelrecht häuteten und während der sechs Wochen ein gutes Stück Schwanz reproducirten. Um jüngere Regenerationsstadien zu erhalten, amputirte ich den grössten derselben mehrere Male, jedoch nur zuerst mit Erfolg, da das Thier etwa in der vierten Woche an Erschöpfung zu Grunde ging. Anguis fragilis und die übrigen untersuchten Reptilien verhalten sich ähnlich wie Lac. agilis, weshalb ich hierauf verweise. Da es mich zu weit führen würde, die Versuche, welche ich an den einzelnen Thieren machte, alle der Reihe nach zu beschreiben, so werde ich mich darauf beschränken, die Hauptergebnisse kurz in den einzelnen Kapiteln zusammenzufassen und nur diejenigen Thiere noch genauer zu besprechen, bei denen Abweichungen irgend welcher Art vorkommen. Bei keiner anderen Arbeit wird soviel auf ein allgemeines Schema zurückgeführt werden können, wie gerade bei der Untersuchung der Regenerationsvorgänge.

B. Spezieller Theil.

1. Epidermis und andere Epithelien.

Bei jeder äusseren Verwundung ist es die Epidermis, welche zuerst verletzt wird, indem ihre einzelnen Theile entweder völlig von einander getrennt oder wenigstens gequetscht oder sonst wie zerstört werden. Aber ebenso leicht, wie sie verwundet wird, bessert sie auch den Schaden wieder aus, denn der Heilungsprozess ist bei keinem Gewebe ein so intensiver und rasch verlaufender, wie bei der Epidermis, auch ist die Regeneration keines Gewebes verbreiteter im ganzen Thierreich, wenn man von Blut und Lymphe absieht, als die der Epidermis. Das äussere Integument wird in grösserem oder geringerem Masse von allen Thieren reproduzirt, ja selbst der Mensch besitzt diese Fähigkeit in nicht unbedeutendem Grade.

Mit der Reproduction der Epidermis ist eng verknüpft die Regeneration solcher Theile, welche aus der Epidermis hervorgehen, wie der Haare, Nägel, Federn u. s. w.

Betrachten wir die biologischen Erscheinungen dieses Gewebes eingehender, so finden wir, dass bei den Wirbelthieren ein ununterbrochenes Wachsthum stattfindet, dass aber auch in demselben Masse eine Abstossung der obersten Schichten vor sich geht, welche entweder ebenfalls ununterbrochen oder periodisch auftritt. Es findet also eine natürliche Regeneration statt, welche geeignet ist, uns über verschiedene Punkte der pathologischen Neubildung Aufschluss zu geben. Derjenige Theil, aus welchem bei der geschichteten Epidermis der Wirbelthiere die sämmtlichen übrigen Theile dieses Gewebes hervorgehen, ist das sogenannte Rete Malpighi oder die Schleimschicht, das heisst die unterste cylindrische Zelllage. Um jedoch ein Verständniss der älteren Ansichten über die Regeneration der Epidermis gewinnen zu können, müssen wir einen kleinen historischen Rückblick thun und diejenigen Arbeiten durchmustern, in denen für ihre Zeit bahnbrechende Ideen enthalten sind.

Wie bekannt, wurde die Epidermis der höheren Thiere in der ersten Zeit des Wiederaufblühens der Anatomie für eine strukturlose Membran gehalten, die schichtenweise aus den

darunterliegenden Gefässen ausgeschieden sein sollte. Es war demnach die Epidermis nach den Ansichten Malpighi's nichts als eine den gesammten Körper umgebende, an der Oberfläche erstarrte Schleimschicht. (1687.)

Schon *Albinus* (1737) hatte hierin von *Malpighi* abweichende Ansichten und beobachtete vor Allem die Zusammengehörigkeit des Rete glutinosum mit den übrigen Schichten der Epidermis, und seine Anschauung wurde lange Zeit von fast allen Forschern angenommen.

Die zellige Structur der Epidermis wurde jedoch erst durch *delle Chiaje* 1827 entdeckt, der wiederum über die Kerne zu einer falschen Ansicht gelangte, da er dieselben für vertrocknete Blutkörperchen hielt. Nachdem man in der nächsten Zeit wiederum vielfach die Strukturlosigkeit der Epidermis behauptet hatte, wurde 1835 festgestellt, dass das Epithel aus Zellen mit Kernen besteht, welche Thatsache besonders durch die Schüler des obengenannten Forschers, *Raschkow* und *Valentin*, weiter bekannt gemacht wurde.

Weiter zu erwähnen sind die Arbeiten von *Bichat*, *Blandin*, *E. H. Weber*, die sich zum Theil sogar schon mit der Regeneration beschäftigen. Die Grundideen über das Wachsthum und die Eigenschaften der Epidermiszellen, wie sie jetzt noch allgemein anerkannt werden, sind erst von *Henle* 1837 bekannt gemacht worden.

Dass natürlich auch Forscher wie *Schwann*, *Schleiden*, *Bergmann*, *Kölliker*, *Krause*, *Valentin*, *J. Müller*, *Remak* sich in den 40er Jahren mit dieser interessanten Frage beschäftigten, versteht sich ganz von selbst. *Kölliker* wies zuerst nach, dass ausgeschnittene Epidermisstückchen sich aus den eigenen Elementen regeneriren, während *Virchow* den Bindegewebskörperchen einen grossen Einfluss bei der pathologischen Neubildung zuschrieb. Sehr entschieden trat dieser Lehre Virchow's *Remak* entgegen, dessen Theorieen hauptsächlich auf embryologischen Untersuchungen basirten, indem er für unmöglich erklärte, dass aus dem Fragmente eines Keimblattes sich später Gewebe bilden könnten, die ursprünglich aus einem anderen Keimblatte entstanden sind. Dennoch schlossen sich die berühmtesten Autoritäten der Lehre *Virchow*'s an, unter dessen Anhängern die Namen von *Billroth*, *Lambl*, *Rindfleisch*, *Recklinghausen*, *Klebs*, *R. Volkmann*, *Fr. Hartmann* und *R. Maier* einen hervorragenden Platz einnehmen, und welche sämmtlich darin miteinander übereinstimmen, dass sie den indifferenten Bindegewebszellen die Fähigkeit zuschreiben, sich in Epithelialzellen verändern zu können.

Sehr wichtig für die Aufrechterhaltung der *Virchow*'schen Theorie war die Untersuchung von *G. Burckhard* 1859, der schliesslich zu dem Resultat kam, die oberflächliche Schicht des Bindegewebes als die Matrix des Epithels anzusehen.

Die gegnerische Theorie (*Remak*) wurde ebenfalls heftig verfochten und *Henle*, *Hoyer* und *Kölliker*, sowie dann auch *Billroth* schienen sämmtlich die Richtigkeit ihrer Ansicht durch ihre Untersuchungen bewiesen zu haben.

Die Entdeckung der Wanderzellen ist natürlich für die in Frage stehende Untersuchung von ausserordentlicher Wichtigkeit gewesen.

Hier leuchten nun besonders die Namen *Recklinghausen*, *Cohnheim* und *Biesiadecki* hervor, *Rusticki* und *Visconti* gingen sogar soweit zu behaupten, dass aus den weissen Blutkörperchen alle Gewebe entstehen könnten.

Ueber die Regenerationen arbeiteten ferner *Thiersch*, *Waldeyer*, *Buhl*, *Lücke*, *Bruck*, *Hasse* und kamen sämmtlich zu dem Resultat, dass an den Rändern des alten Epithels eine glasartige homogene Masse ausgeschieden würde, in der sich zuerst die Nucleoli differenzirten, um die herum sich dann die Kerne anlegten.

Arnold nannte die anfängliche granulirte Substanz das Cythoblasthema, und betrachtete es als abgeschieden von dem darunter liegendem Bindegewebe.

Wiederum wurde die Auffassung *Arnold*'s von vielen Seiten bestritten, bis man schliesslich einen Mittelweg einschlug, welcher von den meisten Forschern betreten wurde. Es wurde jetzt als ziemlich sicher angenommen, dass das Epithel sich sowohl aus den alten Epithelzellen, wie auch aus den Wanderzellen regeneriren könne.

Durch *Reverdin* wurde die Transplantation eingeführt und hierdurch kamen nun wieder verschiedene neue Gesichtspunkte in diese Untersuchung hinein. Man verpflanzte kleine Stückchen abgetrennten Epithels auf einen fremden Boden, z. B. auf die Vorderkammer des Auges und fand nun, dass diese Stückchen auch hier anwuchsen und sich sogar vergrösserten. Ueber die Transplantation von Hautstückchen mit Haaren machte *Schwenninger* interessante Beobachtungen, welche bereits mit ähnlichem Erfolge schon von *Dieffenbach*[1]) im Jahre 1822 bei verschiedenen Thieren angestellt worden waren. Ueber den Bau der Epidermis war man nun so ziemlich ins Klare gekommen, jedoch konnte man sich noch keine rechte Vorstellung von der Ernährung dieses Organes machen. Da wurde die Verbindung der Kittsubstanz des Epithels mit den Saftcanälchen des Bindegewebes durch *Arnold*, *Thoma*, *Schrön* und Andere nachgewiesen und nun auch in diesen Punkt einiges Licht gebracht.

Schrön bildete sich über die Regeneration der Hornschicht die Ansicht, dass dieselbe ein Produkt der Talg- und wohl auch der Schweisszellen sei.

Am frischen Objekt beobachtete *Klebs* die Regenerationserscheinungen an der Schwimmhaut des Frosches und sah das neue Epithel nur aus den Elementen des alten entstehen.

Dieselbe Ansicht wird in den neueren Arbeiten von *Kölliker*, *His*, *v. Beneden*, *Hensen*, *Haeckel*, *Frey*, *Krause*, *Cohnheim*, *Perls*, *Billroth*, *Unna* und Anderen vertreten, so dass sie wohl als die augenblicklich allein herrschende angesehen werden kann. Bei weitem die wichtigste Arbeit über die Regenerationserscheinungen der Epithelien ist die leider in russischer Sprache geschriebene Abhandlung von *W. Mayzel*[2]), der schon vorher mehrfach thätig in den so heftig entbrannten Streit eingegriffen hat.

Da mir der kurze im Jahresbericht von *Hoffmann* und *Schwalbe* enthaltene Auszug aus dieser Arbeit nicht genügen konnte, so machte ich mich daran, den Originaltext selbst zu studiren.

[1]) Nonn. de regen. et transplant. 1822. Diss. München.

[2]) О РЕГЕНЕРАЦІИ ЭПИТЕЛІЯ in РАБОТЫ der ВАРШАВСКАГО УНИВЕРСИТЕТА. Herausgegeben von Ф. НАВРОЦКІЙ. Warschau 1878.

Unterstützt wurde ich hierbei durch Herrn stud. med. *von Luczkiewicz* der mit besonderer Aufopferung mir über die Schwierigkeiten der Sprache hinweghalf. Es möge mir gestattet sein, Herrn *von L.* auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zu meiner grossen Freude sah ich nun, dass die Beobachtungen *Mayzel's* mit den meinigen derart übereinstimmten, dass nur wenige Differenzen zu erörtern sein werden; ich stehe fast vollständig auf dem von *Mayzel* eingenommenen Standpunkte, den ich bereits auf der Naturforscher-Versammlung in Baden-Baden [1]), als ich die *Mayzel*'sche Arbeit noch nicht kannte, in jeder Weise vertreten habe.

Die meisten dieser soeben aufgeführten Arbeiten sind, wie schon die in der Medicin zum Theil hochberühmten Namen der Autoren bezeugen, von Medicinern für bestimmte medicinische Zwecke angestellt worden, und es unterliegt keinem Zweifel, dass dieser Zweck wohl auch besonders durch die Vervollkommnung der Transplantation in vollem Masse erreicht worden ist.

Es kam bei diesen Versuchen meistens auf den Erfolg und auf die ersten Regenerationsstadien an und obgleich man gerade die vielseitigsten Experimente an den Batrachiern und Urodelen anstellte, setzte man die für die augenblicklichen Resultate nicht eben gerade nothwendigen feineren Untersuchungen über den Bau der Haut vielleicht zu sehr zurück.

So bekannt die äussere Bedeckung besonders der Amphibien nun auch heute zu sein scheint, so wenig abgeschlossen sind die Untersuchungen der feineren Structur derselben, denn fortwährend erscheinen neue Beiträge zur Kenntniss des äusseren Integumentes dieser Thiere und der alte Streit Cuticula contra Verhornung scheint noch immer nicht beigelegt zu sein.

Es dürfte deshalb wohl angebracht sein, an dieser Stelle zunächst einmal den heutigen Standpunkt unserer Kenntniss dieses Organes zu besprechen, wobei ich in der Lage sein werde, meine Meinung und Stellung zu derselben kurz zu motiviren.

Die Kenntniss des feineren Baues der Amphibienhaut haben wir vor Allem *Leydig* zu verdanken, welcher uns zuerst mit den oft sehr merkwürdigen Verhältnissen vertraut machte.

Zwar finden sich schon bei *Cuvier* [2]) und *Blanchard* [3]) ganz vortreffliche Beobachtungen über den gröberen Bau des äusseren Integumentes, doch blieb das Verständniss der feineren Structur bis in die neuere Zeit hinein verschlossen.

In einer grossen Anzahl von Arbeiten legte *Leydig* seine Resultate nieder, so dass es schwer wird, jede einzelne kleinere Mittheilung sofort aufzufinden, da sie zum Theil in Abhandlungen, die einen ganz heterogenen Gegenstand behandeln, verflochten sind. Ich beschränke mich daher darauf, diejenigen Arbeiten aufzuführen, welche sich hauptsächlich mit der Amphibienhaut beschäftigen.

---

[1]) Amtlicher Bericht f. 1879 Sitzung der zool. Section vom 19. September.

[2]) Leçons d'anatomie comparée. Tom. II. pag. 620. Paris 1805.

[3]) Recherches anatomiques et physiologiques sur le système tégumentaire des reptiles in. Ann. des. sc. nat. 4me série Zool. T. XV. 1861.

Unter diesen nimmt die Abhandlung: „Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien“[1]) unstreitig den ersten Rang ein, da in derselben alle früheren Arbeiten desselben Autors genügend berücksichtigt wurden.

Leydig vertheidigt nun wiederholt hierin die Ansicht, dass auch bei den erwachsenen Amphibien wahre Cuticularbildungen vorkommen und zwar soll die Cuticula als eine „dünne homogene Grenzschicht, man könnte sagen, als einseitig verdickte Membran der Zelle“ den Epidermiszellen auflagern.

An einzelnen Stellen, zunächst an der Handfläche des Frosches oder an den Hauthöckern der Tritonen erhebt sich jedoch die Cuticula zu einem kleinen Wulst oder Höcker.

Den heftigsten Widerspruch fanden die Ausführungen *Leydig*'s über die Cuticula bei *F. E. Schulze*[2]). In der von mir an erster Stelle citirten Arbeit spricht sich *F. E. Schulze* dahin aus, „dass bei den erwachsenen Batrachiern, Salamandrinen und Coecilien der ganze Körper ebenfalls von einer äusseren Hornschicht umschlossen wird, welche indessen von der bei höheren Thieren gefundenen darin abweicht, dass sie nicht aus hochgeschichteten Zellenmassen, sondern aus einer einzigen oder aus zwei übereinanderliegenden Lagen verhornter Zellen besteht. Nur an ganz bestimmten circumscripten Stellen finden sich bei einigen Amphibien auch vielschichtige Hornlagen, so z. B. in den Hornschwielen, welche an der Unterseite der Füsse mancher Batrachier, besonders entwickelt bei Pelobates fuscus, aber auch bei Rana und anderen vorkommen.“

Von weiteren Arbeiten über die Amphibienhaut sind mir zugänglich gewesen die Abhandlungen von *Stieda*[3]): die Haut des Frosches, *Eberth*[4]), *Szeczesny*[5]), *Pfitzner*[6]), *Bolau*[7]) und

---

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. p. 119. November 1875. Man vergleiche ferner: *Leydig*: Die Rippenstacheln des Pleurodeles Waltlii in Arch. f. Naturgesch. 45. Jahrg. p. 211 ff. — Anure Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877. — Organe eines sechsten Sinnes in Acta acad. Leop. Carol. Vol. XXXIV, Tab. III. — Neue Beiträge zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Sonderabdruck aus der Festschrift der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. 1879. — Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morphol. Jahrbuch. Bd. II. p. 287. — Anatomisch-hist. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853. — Ueber den Bau der Zehen und die Bedeutung des Fersenhöckers. Morph. Jahrb 1876. Bd. II. p. 165. — Ueber die Molche der Württemberger Fauna. Berlin 1867. — Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikrosk. Anatomie 1873. — Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872. — Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. Arch. f. mikr. Anat Bd. XII. — Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8. 1872. — Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. IX. — Vom Bau des thierischen Körpers — Lehrbuch der Histologie. — Hautdecke und Schale der Gastropoden. Arch. f. Naturgesch. 1876. — Ueber die Haut einiger Süsswasserfische. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. III 1850. etc.

[2]) Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. V. p 296. 1869. — Ferner: Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. m. Anat. Bd. III. p. 167. 1864. — Ueber die Nervenendigungen in den sogenannten Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiolog. 1861. — Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI. — Die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. misk. Zoologie XII. p 218 (1863). — Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Structur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei den Menschen und den Wirbelthieren. Halle 1862. etc.

[3]) *Reichert* und *Du Bois Reymond*, Arch. f Anat. 1865. p. 52.

[4]) Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869, 3. Taf.

[5]) Beiträge zur Kenntniss der Textur der Froschhaut. Dorpat 1867. 1 Taf. Dissertation.

[6]) Die Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. Dissert. Kiel 1879 und: Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI. Heft IV. 2 Tafeln.

[7]) Beitrag zur Kenntniss der Amphibienhaut. Dissert. Göttingen 1866 mit Tafel.

Anderen. In denselben sprachen sich die Autoren theils für die *Leydig*'sche, theils für die *Schulze*'sche Ansicht aus, jedoch scheint die letztere jetzt wohl die allein herrschende geworden zu sein.

Ich selbst habe bereits in meiner Abhandlung: „Beiträge zur Anatomie von Pleurodeles Waltlii“ [1]) darauf hingewiesen, dass bei Pleurodeles Cuticularbildungen nicht vorkommen, sondern dass die auf der Epidermis auftretenden Sculpturen alle nur aus verschmolzenen verhornten Zellen entstanden seien. Ebenso betrachtete ich nur die äusserste Zelllage, welche allein bei der Häutung abgeworfen wird, als wirklich verhornt, und stimmte also auch in dieser Beziehung mit *Schulze*, *Bolau* und anderen völlig überein. Jetzt liegt mir nun auch die ausführliche zweite Arbeit von *Pfitzner* über die Epidermis der Amphibien vor, welche etwas später wie meine Pleurodeles-Arbeit erschien, die aber vom Verfasser nicht mehr benutzt werden konnte, da er seine Studien bereits im März abgeschlossen hatte. Mit derselben ist nun wohl endlich ein definitiver Abschluss der Hauptfrage gegeben und ich kann mich ruhig auf den Boden der hier ausgeführten Thatsachen stellen und zwar umsomehr, als ich bereits vor dem Erscheinen dieser Arbeit die gleichen Grundsätze vertheidigt habe. Wenngleich ich nun der Arbeit von *Pfitzner* im Grossen und Ganzen beistimme und seine Auffassungen theile, so muss ich mich in einzelnen nebensächlichen Punkten dennoch zu anderer Meinung bekennen.

Es scheint mir jedoch zweckmässiger zu sein, gelegentlich die einzelnen Punkte zu besprechen, als an dieser Stelle eine längere Kritik der Arbeit zu liefern.

Ueber die sogenannten Organe des sechsten Sinnes oder die Hautsinnesorgane bei den Amphibien vergleiche man vor Allem die bereits erwähnten Arbeiten von *Leydig*, welcher der Entdecker dieser merkwürdigen Gebilde war, und von *Fr. E. Schulze*; doch sind auch die Abhandlungen von *Malbrane* [2]) und *Bugnion* [3]), da sie den Gegenstand ausführlich behandeln, sehr wichtig. Ueber den feineren Bau hat man sich in der letzten Zeit wohl im Allgemeinen geeinigt. Den von *F. E. Schulze* beschriebenen Cuticularcylinder, welcher wie ein Schornstein aus der Oeffnung des Sinnesorganes bei Tritonenlarven hervorragen sollte, konnten weder *Leydig* noch ich auffinden, es sind im Allgemeinen nur kurze Härchen oder auch nur Cuticularknöpfchen, welche den sogenannten Mantelzellen aufsitzen.

Da die Hautdrüsen im späteren Leben der Thiere, obgleich sie von Epidermiszellen abstammen, mit der Cutis im intimeren Zusammenhange stehen, so werden sie besser bei jenem Capitel abgehandelt.

Somit hätten wir nun die Uebersicht über die hervorragendsten Arbeiten über die Amphibienhaut geschlossen und können uns nun zur Haut der Reptilien wenden, welche in den letzten Decennien ebenfalls das Objekt der mannigfaltigsten Untersuchungen gewesen ist.

---

[1]) Arbeiten a. d. zool. Institut Würzburg. Bd. V. Separat erschienen 1880.

[2]) *Malbrane* in Zeitschrift f. w. Zoologie. Band XXVI.

[3]) *Bugnion*, Organes sensitifs du protée et de l'axolotl; in Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles vol XII pag. 259 ff. 1873.

Vor allen Dingen ist hier zu erwähnen die interessante und bahnbrechende Arbeit von *Cartier*[1]) über die Häutung der Reptilien.

Diese Arbeit muss unser Interesse in diesem Falle um so mehr in Anspruch nehmen, als in derselben ein Act der Regeneration und zwar der physiologischen Regeneration genau untersucht, darüber jedoch auch die Deutung und Klassificirung der einzelnen Gewebselemente durchaus nicht vernachlässigt wurde.

Auch die Arbeiten *Cartier*'s hatten natürlich ihre Vorläufer,[2]) unter denen die Abhandlungen von *Cuvier*,* *Blainville*, *Heusinger*, *Hyrtl*, *Duméril et Bibron*, *F. de Filippi* und besonders *Leydig*[3]) hervorragen.

Cartier fasst nun mit *Leydig* die oberste Schicht der Reptilienhaut als wahre Cuticula auf im Gegensatze zu *Fr. E. Schulze*,[4]) welcher behauptet, dass „wahre Cuticularbildungen in der Epidermis der drei höheren Wirbelthierklassen nicht vorkommen."

Cartier hält jedoch nicht die ganze oberste Schicht für eine echte Cuticula, sondern nur die Härchen, Leisten, Ringe und die verschiedenen anderen Ornamente, welche die Haut der meisten Reptilien zieren. Er denkt sich dieselben entstanden durch eine Verschmelzung der bei der Häutung zuerst auftretenden und unbedingt zu den echten Cuticularbildungen zu zählenden Häutungshärchen.

In der zweiten Abtheilung seiner Arbeit geht *Cartier* erst auf die Häutungserscheinungen ein, welche uns als ein Act der physiologischen Regeneration ja ganz besonders interessiren müssen.

Da die Arbeit jedoch Jedermann leicht zugänglich ist, so beschränke ich mich darauf, hier mitzutheilen, dass *Cartier* die Häutung bei Schlangen und Eidechsen auf reine Wachsthumserscheinungen in der Epidermis zurückführt, auf die Bildung der sogenannten Häutungshärchen.

Weitere Arbeiten über die Haut der Reptilien sind besonders von *Leydig* zum Theil in grosse Abhandlungen eingeflochten worden, so z. B. ist die Epidermis der Eidechsen und Blindschleichen eingehend besprochen in: „Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872" und in mehrfachen anderen Arbeiten.

Leydig fasst im Grossen und Ganzen das Oberhäutchen der Epidermis, welches sich leicht von den andern Schichten derselben trennen lässt, als eine wahre, zusammenhängende Cuticula auf.

Im 13. Bande des „Archivs für Mikroskopische Anatomie" befindet sich die vorher schon erwähnte Abhandlung von *C. Kerbert:* „Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere." *Kerbert* bezeichnet den obersten Theil der Hornschicht, das Oberhäutchen *Leydig*'s, als Epitrichial-

---

[1]) Arbeiten aus dem zool. Institut d. Univ. Würzburg. Bd. I. p. 83 Taf. III u. IV und p. 230 ff. mit Taf. XVI.

[2]) Vergl. über die historische Entwickelung der Arbeiten über die Reptilienhaut besonders die unter der Leitung von Dr. *Leuckart* ausgeführte Arbeit von *Coenraad Kerbert*. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XIII. p. 205 ff. Taf. XVIII bis XX, auf die zurückzugreifen ich später Gelegenheit haben werde.

[3]) Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873; ferner: Ueber die Verbreitung der Ossificationen, 1857; Ueber Organe eines sechsten Sinnes. 1872; Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen, 1872 u. a. m.

[4]) Ueber cuticulare Bildung und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. 1869.

schicht, und sagt hierüber pag. 215: „Meiner Auffassung nach haben wir es bei dem Oberhäutchen sowohl auf der oberen und unteren Schuppenfläche als in den interstitiellen Partien mit einer wahren Zellschicht zu thun, die in Betreff ihrer Zellen merkwürdige Modificationen darbietet."

Kerber stützt seine Ansicht hauptsächlich durch die Beobachtungen, welche er an Embryonen gemacht hat.

Unter der Epitrichialschicht liegt nun die „Körnerschicht", unter dieser das Stratum corneum, Stratum lucidum und zuletzt die Schleimschicht oder das Rete Malpighii.

Kerbert stellt ganz richtig die stark verhärtete Epidermis bei den Reptilien als „Hornschuppe" den eigentlichen Schuppen oder „Papillarkörpern" gegenüber. Auf die Beobachtungen, welche dieser Forscher über den feineren Bau und die Entwickelung der eigentlichen Schuppe gemacht hat, werde ich an geeigneter Stelle zurückkommen.

Die kurz darauf erschienene umfangreiche Abhandlung von *Todaro* [1]) behandelt mit besonderem Fleisse die historische Entwickelung der Untersuchungen über das äussere Integument der Reptilien. In Bezug auf die Häutungserscheinungen stellt er eine Theorie auf, die der *Cartier*'schen vollständig widerspricht. Nach *Todaro* verschmelzen bei der Häutung die oberflächlichen Schichten des Rete Malpighii, später sondert sich diese Lage in zwei Schichten. Die „drüsigen Zellen", welche die tiefere Lage bilden, degeneriren zu einer schleimähnlichen Masse und hierdurch wird eben das Stratum lucidum mit allen oberhalb desselben liegenden Schichten von dem Rete Malpighii abgetrennt, der Häutungsprozess also vollendet. Bezüglich der zuerst von *Kerbert* so genannten Epitrichialschicht schliesst sich *Todaro* vollständig den Ausführungen seines Vorarbeiters an, indem er dieselbe nicht als eine Cuticularbildung betrachtet, sondern sie aus Zellen zusammengesetzt sein lässt. —

Kurz darauf erschien eine Abhandlung von *Andrea Batelli*,[2]) welcher im anatomischen Institut zu Strassburg einige Beobachtungen über den feineren Bau der Reptilienhaut gemacht hatte.

Nach *Batelli* besteht die Reptilienhaut im Allgemeinen aus 5 Schichten:

1) Stratum epitrichiale (*Kerbert*), pellicola epidermica (*Todaro*).
2) Stratum granulosum superius (*Kerbert*).
3) Stratum corneum compactum (*Todaro*).
4) Stratum corneum relaxatum (rilassato, *Todaro*).
5) Stratum Malpighianum, s. mucosum.
   a) Stratum densatum.
   b) Stratum cylindricum.

Als intermediäre Schichten bezeichnet *Batelli* die von *Kerbert* und *Todaro* aufgeführten Lagen der sog. Stratum lucidum und granulosum inferius. Er konnte in der Epitrichialschicht mittelst Kalilauge (Moleschott'scher Lösung) ebenfalls Zellen von stark abgeplatteter Form isoliren.

---

[1]) Sulla struttura intima della pelle dei Rettili, richerche fatte nel Laboratorio di anatomia normale della Reale universita di Roma. Vol. II. Fasc. I. Roma 1878.

[2]) Beiträge zur Kenntniss des Baues der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. p. 346 ff. Taf. XXXIV und XXXV.

Mit *Todaro* spricht sich *Batelli* dahin aus, „dass sämmtliche Zellen des Rete Malpighi der Reptilien in die Kategorie der Riff- und Stachelzellen gehören; an den Cylinderzellen beschränkt sich die Zähnelung auf die der Cutis zugewendeten Basis.“ Die Zähnelung tritt stets secundär auf; „an den jung entstandenen Zellen vermisst man dieselbe.“

Es gelang *Batelli*, an Goldpräparaten nachzuweisen, „dass an vielen Stellen eine Menge Nervenfasern zur Epidermis aufstreben, ihr Mark verlieren und in die Epidermis selbst eintreten.“ Man sieht aus diesen wenigen Notizen, dass *Batelli* sich fast vollständig auf den Standpunkt stellt, welchen *Kerbert* in dieser Frage einnimmt; Neues ist von ihm kaum hinzugefügt, dagegen ist die ohnedies schon zu umfangreiche Nomenklatur noch um einige schöne Worte bereichert worden.

Von bedeutender Wichtigkeit für die Entscheidung der schwebenden Frage scheint mir dagegen die Beobachtung *Braun*'s[1]) zu sein, nach welcher die Haftlappen der Geckotiden erst nach der ersten Häutung mit den Cuticularborsten besetzt werden.

Dass es sich hier um echte Cuticularbildungen handelt, wird von Niemandem bezweifelt werden, der jemals einen guten Schnitt durch die Haftlappen unter dem Mikroskope betrachtet hat.

Braun hält demnach die Haftlappenhaare für modifizirte Häutungshärchen, deren Function sie ja auch an ihrer Stelle übernehmen.

Da nun *Braun*[2]) bei dem Häutungsprozess des Flusskrebses constatirte, dass auch dort die Häutung durch eine Absonderung von Cuticularhärchen eingeleitet wird, so scheint mir die Darstellung *Cartier*'s mehr und mehr an Wahrscheinlichkeit zu gewinnen.

Was meine eigenen Beobachtungen über die Reptilienhaut anbelangt, so kann ich mich den Ausführungen *Cartier*'s und *Braun*'s nur anschliessen.

Dass eine geschlossene Cuticula die Hornschicht der Haut bedeckt, leugne ich allerdings vollständig, dass aber gewisse Sculpturverhältnisse, Haare, Ringe, Leisten etc. nur als Cuticularbildungen anzusehen sind, scheint mir zweifellos klar zu sein.

Bei der embryonalen Entwickelung der Epidermis kann man diese Bildungen noch nicht erkennen, sie sind auch nicht vorhanden, eben weil sie aus der Verschmelzung der kleinen Härchen entstehen, welche sich erst bei der ersten Häutung auf den mittleren grossen Zellen bilden; die abweichende Meinung *Kerbert*'s ist wohl nur dem Umstande zuzuschreiben, dass *Kerbert* zu viel Gewicht auf die embryonale Entwickelung gelegt hat und dem Häutungsprozess selbst zu wenig Aufmerksamkeit widmete.

Die Darstellung der embryonalen Entwickelung wurde jedoch von *Kerbert* in völlig correkter Weise dargestellt. Nur in einem Punkt bin ich etwas abweichender Ansicht, die erste Anlage der Schuppen scheint mir nicht die Erhebung einer Cutispapille, sondern vielmehr ein einfacher geschlossener Follikel zu sein, welcher sich in die Cutis hineinsenkt.

Da die spätere Schuppenbildung jedoch hauptsächlich von der Cutis ausgeht, so verschiebe ich die Discussion dieser Frage auf das nächste Capitel.

---

[1]) *M. Braun:* Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden, Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. IV. pag. 231 ff. Taf. XI.

[2]) Dieselben Arbeiten, Bd. II.

Ueber die Regenerationserscheinungen der Reptilien-Epidermis ist soviel wie gar nichts bekannt, die Reptilien wurden in dieser Beziehung in derselben Weise vernachlässigt, wie man die Amphibien bevorzugte.

So kommt es, dass wir nur einige wenige kurze Mittheilungen über den Bau der schon wieder ziemlich vollständig hergestellten Epidermis besitzen, dass aber die ersten Stadien der Regeneration vollständig unbekannt sind.

Meine Untersuchungen über die Regeneration der Amphibienhaut begann ich sofort, als ich lebendes Material in die Hände bekommen konnte.

Am meisten wurde experimentirt am Axolotl, von denen mir Professor *Semper* schon im Frühjahr 1879 sechs halbwüchsige Thiere zur Verfügung gestellt hatte und die in unserem Arbeitszimmer, ziemlich weit vom Fenster entfernt, in seichten mit Glasplatten bedeckten Gefässen ihr Dasein fristeten.

Sobald ich Larven von Tritonen erlangen konnte, benützte ich natürlich auch diese; später nahm ich noch die Larven des Wasserfrosches und einige erwachsene Triton cristatus zu Hülfe.

Von Pleurodeles Waltlii habe ich leider nur ältere Regenerationsstadien der Epidermis erhalten, ich wollte die doch immerhin werthvollen Thiere nicht zu oft beunruhigen, obgleich sich dieselben ja, wie bereits erwähnt, einer ausserordentlich grossen Reproductionskraft erfreuen.

Es versteht sich von selbst, dass mir noch eine grosse Anzahl Stadien der regenerirten Haut anderer Amphibien durch die Hände gegangen ist, da ja jedes neugebildete Glied selbstverständlich auch von einer neugebildeten Epidermis umgeben wird, allein ich beschränke mich darauf, diejenigen Thiere hervorzuheben, an denen man den Regenerationsprozess meiner Erfahrung nach besonders gut beobachten kann.

Vor Allem ist hier nun Siredon pisciformis das günstigste Object, da bei diesem nicht nur die Elemente der Epidermis ausserordentlich gross sind, sondern auch, weil die äusserst apathischen Thiere sich oftmals hinter einander zu Experimenten gebrauchen lassen.

In der ersten Zeit kam es mir natürlich darauf an, überhaupt Material von regenerirten Theilen zu sammeln; ich liess daher stets geraume Zeit vergehen, ehe ich zur erneuten Amputation schritt, später mussten die ersten Stadien der neugebildeten Epidermis besonders gesammelt und conservirt werden. Da von einer Scheere, mag sie auch noch so scharf sein, leicht Quetschungen zarterer Theile verursacht werden können, so fing ich schliesslich ein Thier aus dem Behälter heraus, wickelte es in ein nasses Tuch, so dass nur der Theil, den ich amputiren wollte, heraussah, und schnitt nun mit einem sehr scharfen Rasirmesser ein Stückchen vom Schwanz oder vom Flossensaum ab.

Das Thier wurde darauf in ganz reines Wasser gebracht und nach bestimmter Zeit wiederum, und zwar diesmal mit einer Scheere in der Weise amputirt, dass die alte Wundfläche möglichst geschont wurde.

Sofort nach der ersten Amputation muss nun die Beobachtung des ersten Regenerationsprozesses beginnen. Die Blutung ist meistens minimal, hört in dem frischen Wasser auch sofort auf, während sich ein leichter Ueberzug von einer lymphartigen Flüssigkeit über die Wunde legt.

Schon nach Verlauf von einer halben Stunde bemerkt man das Bestreben der Wundränder, sich einander zu nähern, sie biegen sich etwas um, so dass die Kanten nicht mehr scharf, sondern rundlich erscheinen und die Wundfläche etwas verkleinert wird. Einen activen Antheil an dieser Erscheinung kann ich jedoch der Epidermis nicht zuschreiben, da dieselbe, wie mir scheint, hauptsächlich durch Resorptionsprozesse hervorgerufen wird, welche in den freiliegenden Geweben vor sich gehen. Nach Verlauf von 5—6 Stunden hat sich eine Wunde von 2 mm Breite und beliebiger Länge völlig geschlossen und zwar sowohl durch active wie durch passive Bewegung der Epidermiszellen. Zweckmässiger für die Beobachtung der ersten Stadien sind grössere Wunden, welche sich nicht so bald schliessen können, namentlich wenn man Längsschnitte der regenerirten Theile anfertigen will.

Ungefähr nach einer Stunde scheint die Neubildung von Epidermiszellen bei Siredon zu beginnen, während vorher nur die verletzten und sonst unbrauchbaren Epidermiszellen entweder resorbirt oder abgestossen wurden, also eine Reinigung der Wunde stattfindet, die bei diesen Thieren jedoch durchaus nicht den Charakter eines entzündlichen Processes trägt.

Will man diese ersten zarten und so ausserordentlich empfindlichen Regenerationsstadien unter dem Microscop untersuchen, so wird man wohl in allen Fällen die Betrachtung eines frisch herausgeschnittenen Wundrandes vorziehen, da man so ein natürlicheres Bild erhalten muss, als es bei Anwendung der besten Conservirungsflüssigkeiten möglich ist.

Leider besteht nur wiederum eine der bedeutendsten Schwierigkeiten darin, dass es sehr selten gelingt, ein unverletztes und genügend dünnes Stückchen des Amputationsstumpfes mit dem Rasirmesser abzuheben, da man natürlich an dickeren Stücken vom eigentlichen Wundrand nichts zu sehen bekommt. Allein nach mehrfach missrathenen Versuchen wird auch dies gelingen und man wird dann durch instructive Bilder für die aufgewendete Mühe entschädigt werden.

Als Zusatzflüssigkeit benutzte ich theils reines Wasser (welches sich hier nicht so schädlich für die Gewebe erweist, wie bei anderen Untersuchungen, und ja auch das naturgemässeste Medium in diesem Falle ist, da die Wunde von Anfang an von demselben umspült wird), theils $^1/_2$ procentige Salzlösung oder stark verdünntes Glycerin. Der Rand der Wunde ist glatt und regelmässig gerade, wenn man ein genügend scharfes Messer anwandte; die Grenze der alten Epithelzellen lässt sich leicht an der dunkleren Färbung erkennen. Allein von diesem Rande aus schiebt sich nun eine dünne Schicht fast durchsichtiger, mit homogenem Protoplasma erfüllter Zellen nach der Mitte der Wundfläche vor, hier und da Ausläufer, mitunter sogar Inseln bildend, welche nur durch eine schmale Brücke mit den Randzellen zusammenhängen.

Durch diese hellen Zellen hindurch sieht man deutlich durchschnittene Schleimdrüsen der Cutis — verletzte Musculatur und Blutgefässe hindurchschimmern, deren Lumen von Blutkörperchen erfüllt ist.

Auch die obere Fläche der Wunde ist grossentheils, besonders aber an den Rändern mit Blutkörperchen bedeckt, welche oft zu Täuschungen Veranlassung geben können, da sie, wenigstens im conservirten Zustande, den ganz jungen, neugebildeten Epidermiszellen nicht unähnlich sind.

Die Zellgrenzen sind schwer zu erkennen, desto leichter aber die glänzenden, homogenen Kerne, so dass man glauben möchte, dieselben seien in einem gleichmässigen Plasma vertheilt; von Kernfiguren oder sonstigen Theilungsbildern ist nichts wahrzunehmen.

Je älter das Regenerationsstadium ist, desto dicker wird die Schichte der neugebildeten Epithelzellen, so dass man nach einiger Zeit zu anderen Hülfsmitteln der Untersuchung greifen muss, um die weiteren Vorgänge genauer studiren zu können.

Die Herkunft der neugebildeten Kerne und Zellen ist am frischen Object absolut nicht zu erkennen; die rundlichen und glänzenden Kerne haben ein durchaus von denen der alten Epithelzellen abweichendes Aussehen, die Zellgrenzen sind schwer wahrnehmbar und das ganze Bild ist, wie bereits erwähnt, getrübt durch eine Menge von Blutkörperchen, die in späteren Stadien durch Wanderzellen verdrängt werden. Dennoch geben frische Präparate einen vortrefflichen Ueberblick über die ganze Wundfläche, so dass man keinesfalls versäumen darf, sich solche anzufertigen.

Da ich leider am lebenden curarisirten Thier genaue Beobachtungen der heilenden Wundfläche in situ nicht machen konnte, so muss ich mich darauf beschränken, hier nochmals auf die vortreffliche Abhandlung von *Mayzel*[1]) zu verweisen, welcher den Regenerationsprozess an der Zunge des lebenden Frosches genau untersuchte.

Um dünne Schnitte durch die verschiedenen Gewebe der ersten Stadien anzufertigen, behandelte ich die in bestimmten Intervallen wiederholt amputirten Theile mit sehr dünner (hellweinfarbener) Chromsäure, die dieselben so vortrefflich conservirte, dass z. B. die weissen Blutkörperchen ihre Gestalt vollständig behielten, wesshalb ich einige dieser Präparate noch heute zur Demonstration derselben verwende.

Dies scheint mir ein Zeichen zu sein, dass in diesem Falle durch dieses Reagenz die Gewebe wirklich in ihrer natürlichen Gestalt und Lagerung fixirt und conservirt werden, wofür ausserdem noch die Aehnlichkeit der in dieser Weise angefertigten Präparate mit den frischen Objecten spricht.

Das jüngste Stadium, welches ich in der angegebenen Weise fixirte, ist eine halbe Stunde alt und zeigt noch nichts von proliferirenden Epithelzellen. Der Rand ist ziemlich scharf, die durchschnittenen Zellen sind grösstentheils collabirt und über der ganzen freien Wundfläche liegt ein dünner Saum von rothen Blutkörperchen, die sich gegen die Epidermis hin in mehrere Schichten zusammenballen.

Diese Blutkörperchen zerfallen sehr bald, wie es scheint, und zu gleicher Zeit breitet sich eine homogene Schicht über die Wunde aus, die bei Anwendung von Reagentien leicht gerinnt; es ist eine lymphartige Flüssigkeit, an deren Bildung die zerfallenden Blutkörperchen wahrscheinlich Theil nehmen.

Durch Picrocarmin werden die Kerne der Blutkörperchen orangeroth, das Plasma gelblich gefärbt, während die Epidermiszellen einen karminrothen Kern und rosarothes Protoplasma zeigen, der Lymphsaum färbt sich nicht.

---

[1]) loc. cit. pag. 27 ff.

Allmählig treten nun Erscheinungen in den den Wundrändern zunächst liegenden Epidermiszellen auf, die auf eine baldig beginnende Proliferation hindeuten. In einem Präparat von Triton cristatus ad., welches mit Methylviolett tingirt war, das bekanntlich, nach der *Born*'schen Methode angewandt, nur die Kerne und die Grundsubstanzen färbt, zeigt sich zunächst eine Erweiterung des Lacunensystems zwischen den einzelnen Epidermiszellen. Die Riffzellen, welche den Wundrändern anliegen, runden sich ab und zeigen bald ein gleichmässig gekörntes Protoplasma, der Kern wird ebenfalls homogener, wie in den übrigen Zellen — kurz, die Zellen nehmen einen embryonalen Charakter an.

Bald schiebt sich nun, dachartig sich gegen den Lymphsaum neigend, eine Reihe von neuen Zellen von allen Seiten vor, welche auf dem Querschnitt das Taf. I Fig. 8 dargestellte Bild zeigen, welches übrigens nur zur Uebersicht dienen soll, da der Zeichner leider die feinen Details sehr vernachlässigte. Die Zellgrenzen sind überall deutlich zu erkennen bis zum äussersten Wundrande, wo man sie nicht mehr nachweisen kann. Die Zellen sind länglich oval und mit der kurzen Axe senkrecht zur Lymphschicht gestellt, die Kerne nehmen den grössten Theil der Zelle ein, die an den meisten Stellen nur einen ganz schwachen Saum von Protoplasma erkennen lässt, wodurch ein Bild hervorgerufen wird, welches leicht zu Täuschungen Veranlassung geben kann, da man wohl glauben könnte, es handle sich hier um die dichtgedrängt stehenden Kerne in einer plasmatischen Grundsubstanz, — wenn nicht durch die Behandlung mit den bekannten Reagentien und die Tinction mit Methylviolett eben die Zellgrenzen so deutlich hervorgehoben würden. An den älteren Zelllagen sieht man bereits die obere Reihe etwas abgeplattet und in directer Verbindung mit der einzelligen Hornlage der alten Epidermis (Fig. 8 H.), deren Kerne sich dadurch auszeichnen, dass sie platter, homogener und viel stärker tingirt sind, als die Kerne der übrigen Haut.

Von den Erscheinungen der Kernmetamorphose (Karyokinese) und anderen Theilungserscheinungen lässt sich auf der ganzen Schnittserie nichts nachweisen.

Bei der angegebenen Behandlungsweise müsste dies aber geschehen können, denn die Kerntheilungsfiguren sind im alten Epithel derselben Präparate ausserordentlich klar, es liegt aber kein Grund vor, wesshalb sie in den zarten jungen Zellen nicht ebenso gut hätten conservirt werden sollen.

Diese und sehr ähnliche Bilder erhielt ich stets bei den jüngsten Regenerationsstadien erwachsener Thiere, sowohl von Tritonen wie von Perennibranchiaten oder Anuren. Es würde viel zu weit führen, hier jede kleine Abweichung in den Lagerungsverhältnissen genau zu beschreiben. Die Hauptsache bleibt stets, dass bei älteren Thieren die Zellgrenzen selbst bei den jüngsten Stadien der regenerirten Epidermis sehr deutlich zu erkennen sind.

Ganz anders stellt sich dies nun bei jüngeren Thieren und besonders bei den Larven von Triton taeniatus dar. Schon bei meinen im Sommer 1879 angestellten Versuchen fiel mir auf, dass die Zellgrenzen bei den ersten Regenerationsstadien ganz junger Larven nicht zu erkennen waren und ich theilte bereits auf der 52. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in

Baden-Baden[1]) mit, dass an den Stellen, an welchen die Regeneration am schnellsten und unter den grössten Druckverhältnissen vor sich geht, sich auch bei den Larven von Triton taeniatus eine Art Wulst in der neuen Epidermis bildet, „in welchem man nach 24 Stunden keine Zellgrenzen unterscheiden kann, die Kerne liegen vielmehr in einem gleichmässig körnigen, von dunklen kugeligen Elementen durchsetztem Plasma.“ Da diese Thatsache mit den Resultaten, welche man bei älteren Thieren erhält, durchaus nicht in Einklang zu bringen war, so machte ich wiederholt Experimente, um hierüber völlig ins Reine zu kommen. Zwar stellten sich den neuen Versuchen zum Theil unerwartete Schwierigkeiten in den Weg, und meine inzwischen erfolgte Uebersiedelung nach Leipzig verzögerte dieselben in dem Maasse, dass die Herausgabe der abgeschlossenen Arbeit darunter zu leiden hatte, doch konnte ich durch die neuen Experimente nicht nur die früheren Beobachtungen bestätigen, sondern auch für einzelne mir damals noch unklare Punkte eine Erklärung finden, welche mich wenigstens in soweit befriedigte, dass ich zur Publication schreiten konnte.

Inzwischen war nun neben anderen Arbeiten auch die Abhandlung von *Flemming*[2]) erschienen, in welcher derselbe seine Ansichten über die Regenerationsfrage ausspricht.

Sein Wahrscheinlichkeitsschluss lautet: Die Regeneration der Epithelien, wie aller Gewebszellen, geschieht durch Zelltheilung in den tiefen Schichten, mit Kerntheilung unter den allerwege bekannt gewordenen Erscheinungen der Kernmetamorphose (Karyokinese). Es besteht kein Grund, Vorgänge andrer Art — wie z. B. „freie Zell- oder Kernbildung“ — bei der Epithelzellenvermehrung vorauszusetzen.

Was mich vor allem dazu veranlasst, gegen die *Flemming*'schen Ausführungen Front zu machen, sind die negativen Resultate, die ich in Betreff der Kernfiguren und der einfachen Kerntheilungen in den jüngsten Stadien erhalten habe, ferner aber auch positive Bilder, die ich nur als Beweise für eine anders vor sich gehende Kernbildung ansehen kann, wie der Taf. I. Fig. 5 dargestellte Schnitt durch die 24 Stunden alte regenerirte Epidermis von einer Tritonenlarve.[3]) Da es hier auf Präparation und Tinction besonders ankommt, so wiederhole ich hier nochmals genau den Gang der Conservirungsmethode.

Die Larve wurde amputirt am 10. Juli 1879, am 11. Juli, genau nach 24 Stunden, in 2 % Chromsäure abgetödtet und darauf in schwachen Alkohol gebracht, der am selben Tage noch von Stufe zu Stufe mit stärkerem und schliesslich absolutem Alcohol vertauscht wurde. Nach vollständiger Entwässerung legte ich dieselbe am folgenden Tage 6 Stunden in einprocentige Salpetersäure, darauf erfolgte stundenlanges Auswaschen in langsam fliessenden Wasser und nun

[1]) Vergl. den Bericht über die Versammlung pag. 223.

[2]) Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung von *Walter Flemming* im „Archiv für microscopische Anatomie, Bd. 18, pag. 347 ff. und: dasselbe Archiv Bd. 16, pag. 397.

[3]) Dieses Bild ist entnommen von einem Schnitt durch die 24 Stunden alte regenerirte rechte hintere Extremität einer 20 mm langen Larve von Triton taeniatus. (*Zeiss*, Syst. E. oc. II. Camera). Ein anderer Schnitt dieser Serie wurde bei schwächerer Vergrösserung dargestellt in Taf. I Fig. 11, an dem man das Hineindringen der vielkernigen Wanderzellen zwischen die Epidermiszellen deutlich beobachtet. (*Zeiss* oc. II Syst. A. Camera.)

Tinction mit Methylviolett (Methode von *Born*) und abermalige allmähliche Entwässerung — Terpentin — Paraffin mit Terpentin gemischt und schliesslich reines Paraffin, in welches die kleine Extremität vermittelst heisser Nadeln eingebettet wurde. Ich schneide bei dieser Einbettungsmethode stets trocken und zwar auf dem grösseren *Leyser*'schen Microtom mit dem *Long*'schen Messer; nach einiger Uebung wird man leicht Schnitte von $^1/_{80}$—$^1/_{100}$ mm Dicke erhalten und derartig arrangiren können, dass eine ununterbrochene Schnittserie entsteht. In dieser hier in Betracht kommenden Serie sind die Schnitte sämmtlich nicht dicker wie $^1/_{80}$ mm; die Gewebe sind so vortrefflich erhalten, dass z. B. die Blutkörperchen wiederum ihre volle Prallheit behalten haben und dass überhaupt die subtilsten Nuancirungen in der Form der Kerne und Zellen zu erkennen sind. Kunstproducte kann man hier also wohl mit Sicherheit als ausgeschlossen betrachten.

Die verschiedenen Abstufungen in der Färbung erleichtern die Uebersicht ungemein. Wie bereits erwähnt, werden durch Methylviolett (*Born*'sche Methode) nur die Intercellularsubstanz und die Kerne gefärbt. Das Plasma der Blutkörperchen nimmt oft allerdings einen gelblichen Schein an, derselbe wird jedoch höchst wahrscheinlich nicht durch die Tinction bedingt, sondern durch die vorhergegangene Behandlung mit Chromsäure. Fast schwarz erscheinen nun die Kerne der Blutkörperchen und der Wanderzellen, während die übrigen Kerne mehr oder weniger violett gefärbt sind. Das homogene Protoplasma ist ungefärbt, wohl aber erscheinen die grösseren und kleineren Körnchen desselben heller oder dunkler tingirt. Die Intercellularsubstanz ist merkwürdigerweise diesmal nur schwach gefärbt, wie dies in Fig. 11 naturgetreu dargestellt ist, doch hat dies seinen Grund darin, dass ich die Farbe längere Zeit wie gewöhnlich durch Alcohol ausgezogen habe.

Sehr wichtig für unsere Betrachtung ist unbedingt das Verhalten der Wanderzellen. Diese sind rundlich und lassen stets mehrere stark gefärbte Kerne erkennen, die oftmals allerdings so dicht aneinander gedrängt sind, dass man sie nur mit starker Vergrösserung in mehrere Theile zu zerlegen vermag. Man findet sie zerstreut in den oberflächlichen Bindegewebslagen und besonders massig angehäuft am Wundrande — sie treten in bedeutender Anzahl in das sich regenerirende Epithel hinein, wo sie dann in ganz eigenthümlicher Weise zerfallen, um sich in der protoplasmatischen Grundsubstanz zu vertheilen. Vielfach ziehen sich hier die kleinen Kerne zu einem grossen zusammen, welcher nun als grössere dunkle Kugel zwischen den Kernen des Epithels erscheint.

Diesen Uebertritt der Wanderzellen habe ich auch am frischen Object beobachten können, ja nicht allein am proliferirenden Epithel tritt dieser Fall ein, sondern auch in der normalen Epidermis vieler Amphibien finden sich Wanderzellen: so bei Proteus in grosser Anzahl und auch bei Pleurodeles.

Für mich ist kein Zweifel vorhanden, dass alle die in Fig. 5 dargestellten dunklen Puncte von Wanderzellen abstammen, die zur Ernährung des Protoplasmas, in dem sie frei sich herumbewegen, beitragen. Dieselben zerfallen bald nach ihrem Eintritt in das proliferirende Gewebe und bilden meiner Ansicht nach das Blastem, in welchem dann wiederum später die Kerne der neuen Epidermiszellen secundär dadurch entstehen, dass nach und nach die feineren Körnchen zusammentreten, um dann allmählig zu richtigen Kernen zu werden.

Dafür sprechen ausserdem noch verschiedene Umstände: erstens handelt es sich hier wirklich um ein echtes Syncytium, denn es ist mit den stärksten optischen Hülfsmitteln nicht möglich, Zellgrenzen aufzufinden; es bildet sich zwar sehr bald um die ausgebildeten Kerne ein heller protoplasmatischer Saum, aber ohne deutliche Grenze nach dem umgebenden Protoplasma zu — ein Umstand, der mehr für als gegen meine Vermuthung spricht.

Zweitens beweist für mich die verschiedene Grösse der Kerne, dass dieselben sich allmählig aus dem umgebenden Protoplasma heraus differenziren, besonders da von Kerntheilungserscheinungen nichts wahrzunehmen ist.

Ausserordentlich wichtig für meine Ansicht ist schon der Umstand, dass keine abgegrenzten Zellen vorhanden sind, sondern ein mehr oder weniger homogenes Blastem, in welchem die Kerne unregelmässig zerstreut liegen. Diese Thatsache widerspricht allen neueren Beobachtungen, ja sie steht in directem Widerspruch zu meinen eigenen Resultaten, die ich bei älteren Thieren erhielt.

Der erste Widerspruch lässt sich jedoch leicht dadurch erklären, dass wohl alle neueren Experimentatoren an erwachsenen Thieren ihre Versuche anstellten, namentlich war es ja der Frosch, welcher vielfach zu denselben benutzt wurde. Haben aber nun die älteren Forscher, z. B. *Henle*,[1]) welche eine freie Kernbildung in einem Syncytium bei der Regeneration für wahrscheinlich hielten, nicht vielleicht auch Larven oder junge Thiere unter den Händen gehabt, und erklären sich hierdurch auch die abweichenden Resultate der jüngeren?

Was auch mich lange Zeit hinderte, die eben ausgesprochene Ansicht unbedingt anzunehmen, ist der Umstand, dass ich in den ersten Regenerationsstadien erwachsener Urodelen andere Bilder erhielt. Dies sind vor Allem das in Fig. 8 abgebildete Stadium, sowie die ersten Zellproliferationen bei Siredon, bei denen man deutlich das Vorschieben der einzelnen Zellen beobachten konnte. Hier sind unzweifelhaft Zellgrenzen vorhanden, von einem Syncytium keine Spur zu entdecken — ja das Protoplasma ist so ausserordentlich gering, dass es nur einen sehr schmalen Rand um die Kerne herum bildet. Auch in älteren Stadien, die dem eben beschriebenen entsprechen würden, finden sich ganz andere Bilder: stets sind, wenn die Wunde sich einmal durch einen solchen Epidermisüberzug geschlossen hat, Zellgrenzen deutlich zu erkennen. Auch sind die Kerne stets viel homogener und zeigen nichts von der unregelmässigen Körnelung der eben erwähnten Kerne.

Es war schwierig für mich, unter diesen Verhältnissen zu einer entscheidenden Ansicht zu gelangen, denn zwei sich direct widersprechende Bilder standen sich gegenüber: hier das Epithel des ausgewachsenen Thieres in den ersten Regenerationsstadien — dort das Syncytium der Larve eines Angehörigen derselben Gattung.

An den verschiedensten Urodelen wurden nun Versuche gemacht, die diese Verhältnisse völlig aufklären sollten, doch gelang es mir nicht, beweisende Präparate für diese oder jene Ansicht zu erhalten; stets liessen sich in den älteren Stadien bei erwachsenen Thieren die Zellgrenzen deutlich unterscheiden, während dies bei jüngeren Thieren und besonders Larven zur Unmöglich-

[1]) *Henle*, Handbuch der Eingeweidelehre. 2. Aufl. p. 3, Anmerkung.

keit gehörte. Daraus bilde ich mir nun die Ansicht, dass bei Larven, besonders den Larven der Tritonen, neben der einfachen Kerntheilung, auch eine freie Kernbildung in einem gleichmässig über die Wundfläche vertheilten Blastem bei der Epithelregeneration vorkommt, während bei erwachsenen Thieren die freie Kernbildung wenigstens sehr beschränkt, wenn nicht ganz aufgehoben wird.

Ich bin gewiss, dass meine Ansicht über diesen Punct ganz besonders angefochten werden wird und zwar nicht nur von den Gegnern der freien Kernbildung, sondern auch von den Anhängern derselben, welche mir Inconsequenz in der Beziehung vorwerfen können, dass ich eine doppelte Art der Kernbildung für wahrscheinlich halte und damit die beiden streitenden Parteien zu vereinigen suche, während dieselben noch fest an ihren einmal ausgesprochenen Grundsätzen sich anklammern. Allein ich muss hier auf gewisse embryonale Vorgänge verweisen, die sich in den Eiern abspielen. Auch hier entsteht ein grosser mesoblastischer Theil des Blastoderms direct aus den primären Furchungskugeln und bildet eine continuirliche Reihe von Zellen, die sich sehr bald in zwei Blätter spalten, während anderseits innerhalb des Dotters neue Kerne entstehen, die sich allmählig mit Zellprotoplasma und schliesslich mit einer Zellhaut umgeben; wenigstens kann ich nur in dieser Weise die eigenthümlichen Bilder deuten, welche in der Entwickelung des Pristiurus von *Balfour* aufgefunden und dargestellt wurden.

Auch beim viel untersuchten Hühnchen finden sich wahrscheinlich ähnliche Verhältnisse, denn *Kölliker*[1]) spricht sich dahin aus, dass neben den direct aus den Furchungskugeln abstammenden Zellen auch noch neue Kerne und Zellen im Dotter entstehen können.

Da wir nun entschieden in den Regenerations-Erscheinungen im Allgemeinen ein Zurückgreifen auf embryonale Verhältnisse constatiren können, so liegt für mich nichts Wunderbares darin, dass auch bei der Regeneration der Epidermis eine doppelte Entstehung der Kerne vorzukommen scheint, wie sie bisher nur bei der embryonalen Zellbildung constatirt wurde.

Was nun die Rolle der Wanderzellen anbelangt, über welche bis vor kurzer Zeit so heterogene Ansichten im Streite miteinander lagen, so nehme ich auch in dieser Beziehung eine vermittelnde Stellung ein.

Heisst es auch seit *Remak*, dass nur aus den Elementen der Epidermis wieder neue Epidermiszellen hervorgehen können, eine Ansicht, die selbst von den muthigsten Vertheidigern der freien Kernbildung, z. B. von *Mayzel*, unbedingt angenommen wird, so kann ich doch nicht umhin, auf die grosse Wichtigkeit hinzuweisen, welche den Wanderzellen bei der Regeneration überhaupt zuzusprechen ist. Keinesfalls gehen aus den Wanderzellen direct neue Zellen des Epithels hervor, denn soweit muss man den Beobachtungen so bedeutender Forscher wie *Kölliker* und anderer unbedingt trauen — auch gaben mir meine eigenen Präparate niemals Veranlassung, dies anzunehmen —, wohl aber tragen sie ganz entschieden zur Ernährung der proliferirenden Zellen bei, sowie zur Bildung des homogenen Blastems, in welchem bei den Larven die neuen Kerne entstehen. Indirect betheiligen sie sich aber sehr bedeutend am Aufbau der neuen Epidermis

[1]) *Kölliker*, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl. p. 82 u. § 9.

sie ernähren sie vor allem und befördern dadurch das Wachsthum. Höchst wahrscheinlich haben auch diejenigen Wanderzellen, welche sich in der normalen Epidermis ausgewachsener Urodelen vorfinden, denselben Zweck — unbrauchbare Elemente aufzunehmen und nach geschehener Assimilation auf der anderen Seite als Nahrungsmaterial für die wachsenden Zellen zu dienen. Und hierdurch ist wiederum die grosse Uebereinstimmung nachgewiesen, unter der pathologische und physiologische Regenerationsvorgänge verlaufen. Dass die Wanderzellen in dem pathologisch sich neubildenden Epithel so bedeutend häufiger sind wie im normalen, darf uns nicht Wunder nehmen, denn die Zellproliferation ist hier ja eine bedeutend intensivere und in Folge dessen das Nahrungsbedürfniss ein bedeutend grösseres.

Dass ich die Wanderzellen direct als Träger der Ernährung ansehe und nicht allein die umgebende lymphartige Flüssigkeit, stellt mich wiederum in Gegensatz zu den Ansichten der meisten Histiologen. Allein da es mir gelang, die Wanderzellen in allen Stadien des Zerfalles im sich regenerirenden Epithel aufzufinden, da ich die Veränderungen derselben Schritt für Schritt verfolgen konnte, so liegt für mich kein Umstand vor, welcher mich von der Annahme dieser Ansicht abhalten könnte. Die oberen Schichten aller Gewebe werden ja, wie bekannt, wenn sie unbrauchbar geworden, einfach abgestossen, in den tieferen Lagen jedoch kann eine solche directe Abstossung nicht stattfinden und nun sind eben die Wanderkörperchen dazu da, diese unbrauchbar gewordenen Gewebetheile aufzunehmen, quasi zu verdauen, um sie dann wieder als brauchbares Nahrungsmaterial an wachsende Zellen abzugeben.

Ohne Wanderkörperchen würde sich ein verletztes Epithel ebensowenig regeneriren können, wie irgend ein Gewebe des mittleren Keimblattes.[1])

Was endlich die neue von *Lott*[2]) und *Drasch*[3]) besonders vertretene Hypothese der sogenannten „Rudimente" und der darin auftretenden freien Kernbildung anbelangt, so kann ich mich, gestützt auf meine Resultate, nur gegen dieselbe aussprechen. Zwar habe ich die Experimente der betreffenden Forscher nicht an demselben Materiale wiederholen können, und bin insofern nicht im Stande, ihnen direct zu widersprechen, doch möchte ich eben vor einer Verallgemeinerung ihrer Ansichten gewarnt haben. Bei der Epidermis erwachsener Amphibien, die hier für mich allein in Betracht kommen, kann ich dergleichen „Rudimente" nirgends auffinden, die Zellen sind, wie bereits erwähnt, alle mit deutlichen und fast gleich grossen homogenen Kernen versehen.

---

[1]) Die Arbeit von *Zielonko* (Archiv f. mikr. Anat. Bd. X p. 351) liefert insofern keine beweisenden Resultate, als das Vorkommen von Wanderzellen im Lymphraum absolut nicht ausgeschlossen werden kann. Geht man auf die Entstehungsweise der Wanderzellen zurück, so sind ja ausserdem Wanderzellen, Leucocythen und Lymphkörperchen nicht mehr zu trennen — wodurch die Annahme *Zielonko*'s von selbst hinfällig wird.

[2]) Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien, insbesondere der geschichteten Pflasterepithelien in Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz. Herausgegeben von *A. Rollet*, 3. Heft, 1873.

[3]) Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Sitzungsberichte d. Wiener Academie d. Wiss. Math. nat. Cl. Bd. 80. 16. October 1879.

Gehe ich nun über zur Besprechung der älteren Regenerationsstadien der Epidermis der Amphibien, so muss ich vor allem voraufschicken, dass über die weiteren Verhältnisse bei der pathologischen Regeneration so gut wie gar nichts bekannt ist. Ich werde daher als Grundlage meiner folgenden Betrachtungen ein Thier vor allem zu berücksichtigen haben, dessen Epidermis nach einem ausserordentlich einfachen Typus gebaut ist und welches mir, wie schon erwähnt, überhaupt für meine Untersuchungen von grösster Wichtigkeit war — ich meine den Pleurodeles Waltlii.

Den Bau der normalen Epidermis habe ich pag. 6 ff. meiner Abhandlung über Pleurodeles genau besprochen, — das wichtigste hiebei ist die ausserordentliche Regelmässigkeit in der Anordnung der verschiedenen Zelllagen — das Auftreten von Pigmentkörnchen in den Kernen und das Vorhandensein von Hautsinnesorganen, welche darauf hinweisen, dass Pleurodeles wahrscheinlich ein ständiger Wasserbewohner ist.

„Eine einzellige Hornschicht, in welcher jedoch durch geeignete Reagenzien die Kerne meistens deutlich nachzuweisen sind, bedeckt den ganzen Körper und wird nur an bestimmten Stellen, besonders an den von *Lataste* und *Braun* beschriebenen Begattungs-Hülfsorganen, mehrschichtig.

Im Durchschnitt kann man bei Pleurodeles etwa fünf übereinander liegende Zelllagen annehmen; die unterste hat cylinderförmige, die darüber liegende bereits cubische Zellen. „Die unterste Cylinderzellenschicht (l. c. Taf. XV, Fig. 10 R. M.) scheint mir die allein proliferationsfähige zu sein, denn nur aus ihr entstehen, wie später besprochen wird, die Schleimdrüsen und die Hautsinnesorgane, von ihr stammen auch alle übrigen Zellen der Epidermis direct ab.

Durch die fortwährende Vermehrung der Zellen werden diese mit ihren dichtgedrängten Kernen zum Theil nach oben aus dieser Schicht hinausgepresst, wodurch die Kerne ein längliches, rübenartiges Aussehen erhalten. (l. c. Taf. XV, Fig. 10 r.) Sie runden sich dann nach und nach ab und bilden die Zellen der nächstfolgenden Schichten."

„Gelangen nun diese Zellen durch fortgesetztes Nachdrängen von unten und durch ein zeitweises Abstossen der obersten Schicht in die dritte Lage, so werden sie platter und verlieren das gekörnelte Aussehen, was jedenfalls von einer Veränderung des Zellprotoplasmas herrührt, während die Kerne noch ihr granulirtes Aussehen behalten. In der vierten Reihe ist die Umwandlung des Protoplasmas noch weiter vorgeschritten, der Inhalt der Zelle noch homogener geworden und der Kern weniger granulirt. Die Zellen sind jetzt schon starrer, liegen nicht mehr so gedrängt und werden durch den Druck von unten und den Widerstand der obersten noch starreren Plattenschicht in ihrem senkrechten Durchmesser verkürzt, so dass auch sie an vielen Stellen schon vollständig plattenförmig erscheinen.

Jetzt ist eine Veränderung durch Wachsthum der einzelnen Zellen nicht mehr anzunehmen, es sind vielmehr rein mechanische Momente, die eine weitere Abplattung erzeugen. Schon die Zellen der vierten Schicht hängen fester untereinander, als mit den Zellen der übrigen Lagen zusammen; bei der fünften und letzten Schicht ist dieser Zusammenhang noch inniger und die Trennung von der vierten Lage so scharf, dass ein deutlicher Saum nach unten erkennbar ist, während die seit-

lichen Zellgrenzen kaum mehr wahrgenommen werden können. — Ist die seitliche Verschmelzung der obersten Zellen in dem Maasse vorgeschritten, so muss jeder Druck von unten die ganze Fläche ausdehnen und in Folge dessen die einzelnen Theile, d. h. die Zellen, abplatten.

„*Leydig*[1]) sieht überall bei Amphibien die äusserste Schicht der Epidermis als Hornschicht an, ebenso *F. E. Schulze*[2]), nur ist von *Leydig* nicht angegeben, ob er bei Pleurodeles nur die äusserste Plattenschicht oder auch noch die darunter liegenden Zellen, deren Protoplasma ebenfalls schon verändert ist, zur Hornschicht rechnet; ich glaube jedoch aus anderen Stellen seiner Abhandlung über Pleurodeles zu ersehen, dass er nur die oberste Zelllage als verhornt auffasst.

Ueber den Prozess der Verhornung spricht sich *Leydig*[3]) dahin aus, „dass die Verhornung, das heisst Erhärtung durch Lebensthätigkeit, nicht die eigentliche Zellsubstanz oder das Protoplasma betreffen kann, sondern nur die von letzterem nach aussen abgeschiedenen, also cuticularen Schichten. Wir können uns eine verhornte Zelle kaum anders vorstellen, denn als eine solche, deren eigentlicher Leib nach und nach einging, während die Membran- oder Kapselschichten einem Erhärtungsprocess verfielen."

Meine Beobachtungen gehen nun dahin, dass eine solche Kapsel bei dem Prozess der Verhornung nicht abgeschieden wird, dass vielmehr die Verhornung in einer Metamorphose des Protoplasmas selbst besteht und dass sogar die Kerne oft eher verhornen, als das Protoplasma der übrigen Zelle. Letzteres behauptet *Leydig* auch pag. 226 seiner Arbeit über Pleurodeles im Widerspruch zu seiner früheren Angabe, wenn er sich auch in Betreff der braunen Färbung nicht ganz in meinem Sinne ausdrückt. — Ich stütze mich bei der Aufstellung meines soeben ausgesprochenen Satzes hauptsächlich auf die deutlichen Bilder, welche ich durch Picrocarminfärbung erhalten habe.

Ich halte nur die oberste Ptattenschicht für wirklich vollständig verhornt, die darunter liegende Zellschicht dagegen für noch im Process der Verhornung begriffen und nur an wenigen Körperstellen für ebenfalls völlig verhornt."

Eine ähnliche Ansicht wie *Leydig* in Betreff des Verhornungsprocesses und der Cuticularbildungen scheint *Pfitzner* zu haben; denn es gelang ihm, nachzuweisen, „dass der Cuticularsaum (der Salamanderlarven) eine Hornbildung ist". — Und zwar sieht er den Cuticularsaum „als eine Rückbildung eines früheren Flimmerbesatzes an."

Wie nun ein Cuticularsaum eine Hornbildung sein kann, ist mir nicht ganz klar, jedenfalls sind die von *Pfitzner* angewandten Verdauungsversuche noch nicht genügend, die Richtigkeit einer solchen Ansicht zu beweisen. Eine Cuticularbildung ist eben unter allen Umständen ein Absonderungsproduct des Protoplasmas (welche ja mitunter in seiner chemischen Zusammensetzung eine gewisse Aehnlichkeit mit Horn haben mag), während der Process der Verhornung auf einer Metamorphose des Protoplasmas selbst beruht.

---

[1]) *Leydig.* Die Molche der württembergischen Fauna.

[2]) *F. E. Schulze.* Ueber cuticulare Bildungen und Verhornungen von Epithelzellen bei den Wirbelthieren. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. V, S 296.

[3]) *Leydig.* Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XII, p. 136.

Ferner glaubt *Pfitzner* die Ansicht aufstellen zu müssen, dass die Kerne eine geringere Neigung zur Verhornung haben als die Zellleiber, wenigstens kommt er bei der Besprechung der verschiedenen Tinctionsmethoden zu dem Resultat, „dass der Verhornungsprocess sich nicht in gleicher Intensität auf den Kern erstreckt (pag 503, Anm.)." Es handelt sich hier um die Ergebnisse einer von *Pfitzner* vielfach angewandten Safraninfärbung, welche alle ausgeprägte Hornbildungen wie Haare und Nägel intensiv roth färben soll, jedoch bei der Hornschicht der Epidermis des erwachsenen Salamanders „merkwürdigerweise meistens den Kern und die Zellgrenzen ungefärbt lässt, während es den Zellleib intensiv roth färbt." Ob dieser eine Unterschied der Färbung nun für diesen speziellen Fall beweisend ist, muss ich dahingestellt sein lassen, meine mit dem für die Diagnose der Hornmetamorphose wohl ebenso brauchbaren Picrocarmin angestellten Versuche ergaben auch bei Salamandra dieselben Resultate wie bei Pleurodeles: „hat das Picrocarmin sehr lange auf das Object eingewirkt, so ist wohl noch das Protoplasma der oberen Zellen roth gefärbt, nicht aber die Kerne, welche unter gewöhnlichen Umständen meistens gelb werden."

Wie bereits erwähnt, hatte ich leider versäumt, gerade bei Pleurodeles die ersten Regenerationsstadien etwas genauer anzusehen, später liess sich dieser Fehler nicht wieder repariren, da meine Pleurodeles während einer kurzen Abwesenheit meinerseits theils durch vernachlässigte Pflege zu Grunde gegangen waren, theils das Weite gesucht hatten. Ich muss mich also gerade bei dieser interessanten Form auf die älteren Stadien beschränken. — Diese besitze ich nun in grosser Anzahl und zwar von 48 Stunden ab.

In dem jüngsten regenerirten Epithel lassen sich bereits fünf bis sechs übereinanderliegende Zellschichten erkennen, die jedoch insofern von den ursprünglichen etwas abweichen, als sie mit Ausnahme der äussersten aus lauter cubischen Zellen zusammengesetzt sind. Nicht einmal die unterste Lage, das sogenannte Rete Malpighii, besteht aus cylinderförmigen Zellen, sondern besitzt ebenfalls cubische Elemente, während die äusserste Schicht aus deutlich abgeplatteten Zellen besteht, die jedoch noch keine Hornmetamorphose durchlaufen haben — wenigstens lässt sich eine solche durch Tinctionsmittel (Picrocarmin) nicht nachweisen. Die Kerne sind gleichmässig gekörnelt, das Protoplasma der Zellen jedoch ist homogen und rosa gefärbt. — Kernfiguren sind nicht zu erkennen, dagegen ist ein interzelluläres Lacunensystem sehr deutlich als ziemlich stark lichtbrechendes Netzwerk erkennbar — ein Zeichen, dass dasselbe mit einer homogenen gerinnbaren Substanz erfüllt ist, welche diese physikalische Eigenschaft besitzt. — Wanderzellen sind nur spärlich vorhanden, sie befinden sich stets in den Lacunen.

Die nächste wahrnehmbare Veränderung besteht darin, dass die untersten Zellen cylinderförmig werden und zwar zuerst völlig regelmässig, dann durch die fortwährende Proliferation unregelmässiger. Es treten wie bei der normal wachsenden Epidermis vielfach schmale Zellen mit rübenförmigen Kernen aus dieser Schicht heraus, um sich in die oberen Lagen zu begeben. Bald darauf verhornt nun auch die oberste Schicht und damit ist eigentlich der pathologische Regenerationsprocess vollendet — denn von jetzt ab treten die Wachsthumserscheinungen ein, welche bei der normal wachsenden Epidermis beständig in Thätigkeit sind. — Jedoch verlieren die mittleren

Zellen nicht so bald die Fähigkeit der Proliferation, da man in späteren Stadien häufig die bekannten Zelltheilungsfiguren erkennen kann, was bei der normalen Epidermis nicht der Fall ist.

Sehr auffallend war mir das häufige Vorkommen von Pigmentkörnchen in den Kernen der neugebildeten Epidermis. Es kommt zwar auch in den Kernen des normalen Integumentes Pigment vor, jedoch nicht in derselben Menge wie bei der regenerirten Haut[1]). Dass dasselbe spontan in den neugebildeten Kernen auftritt, ist mir jetzt wahrscheinlicher als früher, da ich glaubte, die Pigmentkörnchen rührten von den durch die Verwundung zerstörten Pigmentzellen her; nachträglich hatte ich jedoch beobachtet, dass diese zerstreuten Pigmentreste sehr bald zerfallen und resorbirt werden. —

Für meine Ansicht spricht ausserdem noch das Vorkommen derselben in der normalen Epidermis. In Fig. 7 ist allerdings in schematischer Weise auf dem Uebersichtsbilde eines Schnittes durch den 3 Monate alten regenerirten Schwanz von Pleurodeles die neugebildete Epidermis dargestellt.

Etwas complicirtere Wachsthumsverhältnisse der Epidermis finden bei denjenigen Thieren statt, welche neben den einfachen Elementen noch complicirtere Organe besitzen wie z. B. die *Leydig*'schen Zellen.

Diese sind in der Epidermis der Tritonenlarven und der Larve des gefleckten Salamanders ausserordentlich häufig.

In Bezug auf diese Zellen schliesse ich mich den Ansichten *Leydig*'s und *Pfitzner*'s an, welche ihnen eine besondere Wichtigkeit für das Larvenleben der betreffenden Thiere zuschreiben, während *Peremeschko* sie nur als vorübergehende, rasch entstehende und vergehende Bildungen ansieht. — Für die Richtigkeit unserer Ansicht spricht vor Allem, dass diese Zellen sich durchaus nicht so schnell differenziren, wie dies *Peremeschko* annimmt. Die fast vollständig regenerirte Epidermis einer 25 mm langen Larve von Triton taeniatus zeigt eine deutliche Plattenschicht jedoch ohne den normalen Cuticularsaum und mehrere (2—3) darunterliegende Zelllagen mit grossen Kernen und kaum erkennbaren Zellgrenzen. (Taf. I, Fig. 18). — In den unteren Lagen sieht man jetzt ausserordentlich häufig die bekannten Kernfiguren auftreten, welche übrigens hier öfter eine Eigenthümlichkeit zeigen, die meines Wissens bisher nicht beobachtet wurde. Gewöhnlich tritt die Kernspindel in der Weise auf, dass die Längsaxe derselben mit der Längsaxe des Kernes zusammenfällt, hier jedoch sehe ich häufig die Spindel senkrecht auf der Längsaxe des Kernes stehen. Die Kerne sind sämmtlich sehr unregelmässig geformt und der Zellleib wie gesagt noch wenig differenzirt. Trotzdem zeigt sich schon in diesem Stadium der erste Anfang der *Leydig*'schen Zellen, denn um einzelne Kerne sammelt sich ein helleres, homogeneres Protoplasma, in welchem dann bald die netzförmige Anordnung auffällt, während sich in die einzelnen Maschen dieses Netzes die Schleimkügelchen einlagern. In ähnlicher Weise verlaufen diese Vorgänge bei den Larven von Salamandra, bei den erwachsenen Siredon, Proteus und anderen Urodelen, welche mit derartigen Organen versehen sind. —

[1]) Pleurodeles loc. cit. pag. 9, Fig. 10.

Eine Eigenthümlichkeit des Wachsthums, welche besonders deutlich bei den Froschlarven hervortritt, muss ich noch kurz erwähnen, obgleich derselben wohl keine besondere Bedeutung zugeschrieben werden kann. Schon *Bonnet* war das kleine knopfartige Kügelchen bekannt, welches sich am Schwanzstumpfe der Froschlarven etwa am zweiten Tage zu zeigen beginnt. Diese kleine kugelige Anschwellung liegt gewöhnlich in der Mitte der bereits geschlossenen Wundfläche und zeigt auf dem Frontalschnitte das in Taf. 2, Fig. 1 dargestellte Bild.

Die Epidermis des Schwanzes der Froschlarven besteht aus 2 Lagen von Zellen, deren obere plattenförmige, die darunter liegenden dagegen cubische Elemente besitzt. —

Diese beiden Schichten verdicken sich nun am Wundrande kurz nachdem der Schnitt geführt wurde. Die Zellen fangen an, sich lebhaft zu vermehren, obgleich auch hier keine Spur von Kernfiguren zu entdecken ist, und nun bildet sich eine erst kleine, allmählich jedoch grösser werdende Blase dadurch, dass das Epithel sich von der Cutis ablöst, oder vielmehr dadurch, dass das Epithel an bestimmten Stellen bedeutend schneller regenerirt, als die darunter befindlichen Gewebe. Diese Blase ist erfüllt mit einer lymphartigen Flüssigkeit, in der an einzelnen Punkten massenhafte Anhäufungen von Wanderzellen zu erkennen sind. —

Keinesfalls kann man diese Blase mit der *Braun*'schen Schwanzblase[1]) vergleichen, welche bei einzelnen Vogelembryonen in bestimmten Stadien auftritt; denn es gehen weder Chorda noch Gefässe in dieselbe hinein wie dies bei jener der Fall ist. Wir haben es hier nur mit einer einfachen Wachsthumserscheinung zu thun, welche keinen Bezug hat auf palingenetische Entwicklungsstufen, während sowohl der *Eckert*'sche Schwanzfaden wie die *Braun*'sche Schwanzblase eine ebenso grosse phylogenetische Bedeutung haben wie der eigenthümliche Knorpelstab, aus dem die letzten normalen Wirbel der Urodelen hervorgehen. — Doch davon später!

Diese blasenartige Erhebung der neugebildeten Epidermis findet sich, wenn auch nicht in dieser typischen Kugelgestalt, auch bei den Urodelen, besonders bei Siredon, bei den meisten Amphibien jedoch bildet sich nur ein compacter Knopf aus dem äussersten Schwanzende, aus dem nach Analogie des Vegetationspunctes bei den Pflanzen die weiteren Elemente der Epidermis hervorgehen — hier aber nur diese.

Ueber die Häutungsvorgänge bei den Amphibien hätte ich hier noch eine ganze Anzahl interessanter Thatsachen mitzutheilen, da die Häutung einen Act der physiologischen Regeneration repräsentirt, ich will mich jedoch auf das Nothwendigste beschränken, da man in früheren Arbeiten, besonders bei *Bolau*, *Leydig* und auch in meinem Aufsatze über Pleurodeles weitere Ausführungen finden kann.

Die Häutung geht bei den im Wasser lebenden Amphibien sehr häufig vor sich, und zwar besonders oft, wenn die Thiere an Körpergrösse stark zunehmen, also in den Larvenstadien bei guter Fütterung[2]) oder bei Eintritt der Fortpflanzungsperiode, in welcher z. B. die Flossen-

[1]) Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs. Arbeit an dem zool. Institut Würzburg.

[2]) Im Gegensatz hierzu bemerkt *Malbranc*: „Um von einem und demselben Triton die Mauserhaut öfter zu erhalten und zu controliren, braucht man ihm nur das Futter zu entziehen, bei dem hungernden Thiere geht die Häutung öfter vor sich.“ Zeitsch. f. w. Zool. Bd. 26. p. 40. Anm.

säume der Tritonen zu enormer Grösse heranwachsen und auch der Gesammthabitus des Thieres sich völlig verändert.

Abgestossen wird nur die vollständig verhornte Schicht der Epidermis, welcher ja auch als harter und starrer, durchaus nicht dehnbarer Ueberzug ein weiteres Wachsthum der darunterliegenden Gewebe, wenn nicht verhindern so doch beschränken würde.

Bei den meisten Amphibien wird wohl nur eine einzige Zelllage abgestossen, welche sich nur an besonderen Körpertheilen, besonders zur Bildung eigenthümlicher Organe, verdoppelt und verdreifacht.

Dies ist z. B. der Fall bei denjenigen Theilen, die als Begattungshilfsorgane von *Braun*, *Lataste* und anderen beschrieben sind. Bei Pleurodeles finden sich nach meinen Beobachtungen an der abgestossenen Haut der vorderen Extremitäten des Männchens folgende besonders auffallende Structurverhältnisse.

„Legt man eine solche abgestossene Haut einer vorderen Extremität mit der Aussenseite nach oben unter das Mikroscop, so sieht man bei oberflächlicher Einstellung eine scharf facettirte Membran. Die einzelnen Facetten sind grau pigmentirt und von einander durch breitere unpigmentirte Lagen getrennt, so dass das Bild eines groben Netzwerkes entsteht. Bei etwas tieferer Einstellung erscheint ein zweites viel feineres unpigmentirtes Netzwerck, dessen Facetten aber nicht die des darüber gelegenen decken, sondern dieselben ganz unregelmässig kreuzen.

Schon dadurch wird der muthmassliche Zusammenhang beider illusorisch: deutlicher tritt die Trennung auf Bildern, welche die Umschlagfalten bieten, hervor. Hier sieht man auf dem optischen Querschnitt, dass die unpigmentirten Stellen der oberen Membran Vertiefungen sind, welche die einzelnen Facetten rinnenförmig umgeben.

Betrachtet man die abgestossene Haut von der inneren Seite, so findet man hier auf dem optischen Querschnitt ebenfalls Vorsprünge der zweiten Membran, die von oben gesehen Vertiefungen darstellen würden. Es lassen sich sowohl in der unteren wie auch in der oberen Lage, in letzterer allerdings seltener, noch Reste von Zellkernen erkennen, so dass man sagen kann, es sind hier zwei Schichten von Zellen abgestossen worden, eine pigmentirte und eine unpigmentirte.

Die Zellgrenzen sind sehr schwierig darzustellen, doch scheint es mir, als wenn die einzelnen Zellen immer in den Vertiefungen endeten. Die untere Membran geht in die gewöhnliche einschichtige abgestossene Zelllage über. Es finden sich demnach hier zwei Zelllagen über einander abgestossen, von denen die äussere zum bessern Haften mit einer ganz besonderen Architektonik versehen ist [1]).“

Der Process der Häutung selbst ist bei den Amphibien ein sehr einfacher und ebenfalls auf rein mechanische Vorgänge zurückzuführen. Es werden durchaus keine besonderen Organe hierfür gebildet wie z. B. beim Flusskrebs und bei den Reptilien die Häutungshärchen, es wird

[1]) Das von mir in der Häutung untersuchte Thier war ein Männchen; es handelt sich hier also um die von *Lataste* in seinem Memoire sur les brosses copulatrices des batraciens anoures in Ann. sc. nat. 1876 T. III, 6me série pl. 11. und Revue internationale nes sciences Nr. 42. Paris 1878 beschriebenen Hülfsorgane zur Begattung. *M. Braun* hat ähnliche Organe bei Triton viridescens gesehen. Zoolog. Anzeiger 1878, Nr. 6 pag. 125.

dieselbe vielmehr hier eingeleitet durch eine ganz eigenthümliche Verklebung der obersten Zellschicht. Bereits pag. 61 habe ich auf die Wachsthumsverhältnisse der einfachen Amphibienhaut hingewiesen und erwähnt, dass ich nur die oberste Zelllage als völlig verhornt ansehe. Mit dem Process der mehr und mehr um sich greifenden Verhornung geht bei den Zellen der oberen Schichten eine seitliche Verklebung derselben Hand in Hand, so dass schliesslich die Zellen der obersten Lage nur noch im Zusammenhang isolirt werden können.

Der Häutungsprocess wird ganz einfach dadurch eingeleitet, dass die Zellen der nächsten Schicht nun ebenfalls stärker verhornen, wodurch der Zusammenhang mit der immer starrer und härter werdenden obersten Lage mehr und mehr gelockert wird, bis dieselbe dann durch forgesetztes Wachsthum der unteren Schichten gespannt, an irgend einer Stelle einreisst und nun vom Thiere selbst als unbequemer Mantel abgestreift und meistens auch gleich darauf verzehrt wird. —

Soviel über die Amphibienhaut und deren Regeneration geschrieben und bekannt ist, so wenig wissen wir über die Wiedererneuerung der Reptilienhaut.

Ueber die jüngsten Regenerationstadien ist sogar gar nichts bekannt und nur einige wenige ältere Autoren berichten über die Zahl und Stellung der regenerirten Schuppen bei der Eidechse und Blindschleiche; so zählte *Rankin*[1]) die Schuppen des regenerirten Schwanzes bei Blindschleichen (vergl. pag. 30) und fand stets mehr, aber kleinere regenerirte Schuppen als am normalen Schwanze vorhanden waren.

Diese Vernachlässigung der Reptilienhaut ist übrigens leicht zu erklären, denn die ersten Anfänge der Regeneration sind der directen Beobachtung meistens durch einen dicken und spröden Schorf entzogen, so dass am lebenden Material nichts, am conservirten nur sehr schwer genaue Untersuchungen gemacht werden können.

Da diese Verhältnisse übrigens weniger allgemeines Interesse auch für unsere Abhandlung erwecken, so verweise ich auf die einschlägige Arbeit in der pathologisch-anatomischen Literatur, unter andern auf die letzte Darstellung von *Marcuse* über Heilung unter dem Schorfe in der „deutschen Zeitschrift für Chirurgie" und auf die betreffenden Lehrbücher, besonders auf die höchst exact durchgeführten und geistreich interpretirten Untersuchungen von *Thiersch*.[2])

„Es tritt hiernach zuerst regelmässig eine die Wundränder verklebende Substanz auf. Dieselbe erscheint schon wenige Stunden nach der Veränderung und erweist sich zunächst und bei genauer Untersuchung als das mit Blutkörperchen und Serum stark infiltrirte und in letzterem aufgequollene Bindegewebe der Wundfläche selbst. In zweiter Linie stellt sich dann die Auswanderung farbloser Blutkörperchen aus den stark erweiterten Gefässen der Nachbarschaft ein. Die ganze Kittsubstanz, sowie das anstossende Bindgewebe werden von ihnen durchsetzt, so dass zuletzt eine continuirliche Schicht embryonalen Bindegewebes die getrennten Theile vereinigt."[3]) Während

[1]) *R. Rankin:* on the structure and habits of the slowworm (Anguis fragilis) in Edinburgh new philosophical Journal Vol. V. New Series 1857.

[2]) Im Handbuch der allgemeinen und speziellen Chirurgie von *Pitha* und *Billroth* Erlangen 1867.

[3]) *Rindfleisch*, Lehrburch der pathologischen Gewerbelehre, 5. Auflage. 1878.

wir bei den Amphibien noch eine Art der Wundheilung vorfinden, welche der einfachen Verklebung (die ja bei höheren Thieren, wenn auch sehr selten, noch vorkommt) etwa zu vergleichen wäre, finden wir bei den Reptilien bereits einen Process, der an ähnliche Vorgänge bei den Warmblütern erinnert.

Was bewirkt nun diesen doch immerhin bedeutenden Unterschied zwischen den beiden in Frage stehenden Thierklassen?

Die höhere Differenzirung der Gewebe dürfte es kaum sein, ebensowenig die anders beschaffene Hautbedeckung, wohl aber wird ein bedeutender Einfluss den anders gestalteten Lebensbedingungen zugeschrieben werden müssen.

Wir sahen, dass die Heilung bei den Amphibien besonders dann rasche Fortschritte macht, wenn dieselben in frischem Wasser gehalten werden, dass das Landleben für den Regenerationsprozess ungünstigere Bedingungen mit sich bringt und dass die Wunden während des Landaufenthaltes, wenn sie auch nicht mit einem Schorfe sich bedecken, doch schlechter und langsamer heilen wie im Wasser. Nun sind aber die hier in Frage stehenden Reptilien die Eidechsen und Ascalaboten echte Landbewohner und hieraus folgt schon nach dem vorher Gesagten, dass die Heilung langsamer und unter schwierigern Verhältnissen vor sich gehen muss, wie bei den Amphibien.

Wie wunderbar zweckmässig die Natur in allen Punkten arbeitet, sieht man auch hieraus wieder, denn, ohne ein teleologisches Moment hineintragen zu wollen, der frische, blutende Schwanzstumpf, der gewiss für ein so kleines Thier wie die Eidechse eine ganz bedeutende Wunde repräsentirt, wird nun geschützt gegen die Insulten der ungünstigen Umgebung durch einen harten und starren Schorf, unter dem die Heilung ungestört und unter gleichen Verhältnissen vor sich gehen kann, wie bei den im Wasser lebenden Amphibien.

Dass aber die Bildung des Schorfes eine rein mechanische ist, wird sofort daraus ersichtlich, dass derselbe eben nur aus vertrockneten Blutzellen und weniger Lymphe, sowie vielleicht aus einzelnen abgestossenen Bindegewebselementen besteht.

Im Wasser kann sich gar kein Schorf bilden, in der Luft wird er bei grösseren Wunden und ohne Verband stets entstehen.

Der Schwanzstumpf wird bei den Veränderungen, welche das Thier in der Freiheit erhält, niemals völlig glatt sein, sondern ausgezackt und zwar derartig, dass die einzelnen abgerissenen Muskelbündel rings etwas hervorstehen. Wie bereits erwähnt, bricht der Eidechsenschwanz hauptsächlich in der Gegend des siebenten Schwanzwirbels leicht ab, an welchem sich der locus minoris resistentiae des Schwanzes befindet, da hier die Quertheilung der Schwanzwirbel beginnt.

Wir gehen also am besten von denjenigen Wunden aus, die sich an dieser Stelle befinden und die durch Zug oder Druck entstanden sind, nicht aber durch die glatte Schneide eines Messers oder einer Scheere, da die Verhältnisse hierbei etwas anders sich gestalten. Am zweiten Tage trocknet der Stumpf gewöhnlich ab, das spärliche Blut verschwindet, und nun beginnt das letzte Segment sich zusammenzuziehen, wodurch der Stumpf bereits am vierten Tage stark konisch zugespitzt erscheint.

Hierdurch wird die Wundfläche bedeutend verkleinert und die Heilung bereits eingeleitet.

Etwa 9 Tage nach der Abnahme des Schwanzes fällt der Schorf ab und es erscheint nun der Stumpf mit einer glatten Fläche versehen, schön rosenroth mit neugebildetem zartem Epithel, das vollständig durchscheinend ist, so dass man einen Theil der neugebildeten Blutgefässe durch dasselbe beobachten kann. Die obersten Zellen sind auch hier schon etwas verhornt, denn durch das Starrerwerden der obersten Lage wird eben der Schorf abgehoben.

Allmählich bildet sich nun ein kleiner Kegel, der sich in demselben Maasse, in welchem er wächst, dunkler färbt, bis er besonders bei Lacerta muralis fast schwarz geworden ist.

Die anatomische Untersuchung eines derartigen Stadiums lehrt uns, dass die Epidermis bei einem ca. 3 mm langen Stumpfe noch höchst einfach gebildet ist. Man ist jedoch schon an denjenigen Stadien, welche kurz vorher noch vom Schorfe bedeckt waren, im Stande, eine Schleim- und eine Hornschicht zu unterscheiden. Die Hornmetamorphose tritt also sehr früh ein. In der unregelmässigsten Weise blättern sich nun bald die obersten Hornzellenschichten ab und werden abgestreift, ohne dass eine reguläre Häutung stattfände, während von der Schleimschicht aus stets neue Zellen in die oberen Lagen gedrängt werden.

Sehr auffallend ist der äusserst geringe Zusammenhang zwischen Cutis und Epidermis, denn auf sonst vortrefflich erhaltenen Schnitten wird meistentheils die Epidermis in ihrer Lage verschoben oder ganz abgehoben. Erst wenn die Bildung der Schuppen beginnt, tritt eine festere Verbindung ein.

Trotzdem finden sich eine Anzahl von Elementen in der Epidermis, welche nur aus der Cutis in dieselbe eingewandert sein können, vor allem in grosser Menge Pigmentzellen, die entweder sternförmig und verästelt äusserst zierliche Bildungen darstellen oder als schwarze Klümpchen erscheinen. Da die Pigmentzellen auch bei den Reptilien ausserordentlich contractil sind, so sehe ich die letztere Form einfach als contrahirte Zelle an, besonders desshalb, weil Uebergänge zur Sternform mitunter vorhanden sind.

Die Epidermis der Hemidactylus frenatus und anderer Ascalaboten zeigt die schönsten sternförmigen Pigmentzellen, bei den Eidechsen kommen mehr fadenförmige Ausläufer vor, wodurch an die gleichen Bildungen der Amphibien erinnert wird. Die Pigmentzellen oder Chromatophoren befinden sich jedoch nur im Bereich der Schleimschicht, zwischen den Hornzellen habe ich keine gefunden. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, dass bei den Reptilien ein ähnliches lymphatisches Canalnetz besteht wie bei den Amphibien, da auch Wanderzellen, wenn auch seltener, neben den Epidermiszellen gefunden werden.

Allmählich erreicht die Haut eine gewisse Dicke, so dass 8—10 Kernreihen über einander liegen und nun beginnt die Regeneration der Schuppen.

Nicht eine Papille bildet nun, wie man erwarten könnte, den ersten Anfang einer Schuppe, sondern ein langer geschlossener Follikel, wie ich solche in Figur 1, Tafel III im Querschnitt abgebildet habe.

Im ganzen Umkreis der Epidermis stülpen sich die Zellen der Schleimschicht in bestimmten Abständen in die Cutis ein, welche in diesem Stadium noch sehr locker ist und embryonalen Charakter trägt und bilden auf diese Weise lange solide Stränge, die in gleicher Distanz verlaufen.

Die weitere Entwickelung geht dann allerdings durch Bildung einer sich segmentweise zwischen je zwei Follikeln erhebenden Papille vor sich.

Hierdurch wird eine bedeutende Abweichung von der Bildung der embryonalen Schuppe documentirt, denn nach den neueren Beobachtern dieses Entwickelungsvorganges, besonders nach *Kerbert*[1]) wird das Entstehen der embryonalen Schuppe auf das primäre Hervorwachsen einer Cutispapille zurückgeführt, wie die erste Anlage der Haare und Federn.

Mir selbst gelang es leider nicht, Embryonen von Reptilien in diesem Stadium zu erhalten, alle in meinen Händen befindlichen Embryonen waren für diese Untersuchung bereits zu alt, doch habe ich keinen Grund, an der Richtigkeit der Beobachtungen von *Kerbert* zu zweifeln, da sie ja auch von anderen Forschern bereits bestätigt wurden und andererseits Argumente genug vorliegen, durch welche man eine andersartige Entwickelung der regenerirten Schuppe erklären kann.

Würde die sich regenerirende Schuppe in der embryonalen Art angelegt, so müsste ohne Zweifel eine noch bedeutend grössere Anzahl von Schuppen auf dem regenerirten Schwanze auftreten, als dies ohnehin schon der Fall ist, denn die embryonalen Papillen stehen sehr dicht bei einander. Andererseits ist der embryonale Schwanz bedeutend kleiner und dünner als der regenerirte Theil eines erwachsenen Thieres, besonders an der Stelle, die wir hier im Auge haben und es stehen die einzelnen Schuppen an ihm in viel gleichmässigerem Verhältniss zu der Ausbildung der anderen Organe. Würden nun die Schuppen am regenerirten Schwanze in derselben Weise angelegt, so müsste sehr bald ein Missverhältniss zwischen diesen Bildungen und den übrigen Organen entstehen. So wird denn die regenerirte Schuppe, um einigermassen den normalen Schuppen an Grösse und Gestalt in der kürzesten Zeit ähnlich zu werden, auf breiterer Basis angelegt und dies geschieht eben durch die Einsenkung mehrfacher langer Follikelrinnen zwischen denen dann segmentweise eine breite Cutispapille sich erhebt. So wird der Process der Bildung in gewisser Weise vereinfacht, denn die sonst secundär auftretenden Falten werden hier gleich primär angelegt und dadurch der secundär auftretenden Cutispapille bereits eine bestimmte Grösse vorgeschrieben.

An dem Querschnitte eines Schwanzes von 3 mm. Durchmesser zählte ich 30 Einstülpungen.

Es scheint mir, als ob wir hier eins der trefflichsten Beispiele der speziellen Anpassung (Anpassung sui generis) oder der functionellen Anpassung vor uns hätten. Vererbt ist jedenfalls die Anlage zur Schuppenbildung, neu angepasst der abweichende Entwickelungsmodus dieser Organe.

Die weitere Ausbildung der Schuppe geht dann von der Cutis aus, wie bei dem Embryo, weshalb bei dem betreffenden Capitel das Nähere mitgetheilt werden soll.

Von der Regeneration der Epidermis ist weiter nicht viel zu sagen. Sind die Schuppen zu bedeutender Grösse angewachsen, so dass sie den normalen fast gleichen, so schwindet all-

[1]) Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. p. 235.

mählig das dunkle Pigment in der Epidermis, wie sich dasselbe ja auch beim jungen Thier aus der normalen Epidermis langsam in die Cutis zurückzieht.

Wie beim Schwanze der Amphibien, kann man auch beim neugebildeten Reptilienschwanze, auf einer Schnittserie fast alle Entwickelungsstadien der Haut studieren, da natürlicherweise die proximalen Stellen die älteren und vollendeteren, die distalen die jüngeren und mehr embryonalen Verhältnisse zeigen werden. Es lassen sich demnach mit Ausnahme der allerjüngsten ziemlich alle Entwickelungsphasen an demselben Längsschnitte durch einen ca. 2 cm. lang regenerirten Eidechsenschwanz verfolgen.

Regeneration der Cutis.

Ueber die Cutis, resp. die Entwickelung derselben, liegen fast gar keine speziellen Arbeiten vor, es sind die Mittheilungen über dieselbe stets in die Abhandlungen über die Epidermis über Haar, Feder und Schuppenbildung etc. verflochten. Trotzdem die Cutis oder das Corium aus einem anderen Keimblatte bei den Wirbelthieren entsteht, wie die Epidermis, tritt sie doch in eine so innige und unzertrennbare Verbindung mit dieser, dass eine Trennung auch bei embryologischen Arbeiten wenig gerechtfertigt erscheint. Dennoch habe ich gerade bei dieser Abhandlung über die Regeneration es als eine Nothwendigkeit empfunden, diese beiden, sonst so eng verknüpften Organe zu trennen, denn es regeneriren sich dieselben nicht simultan, sondern succedan. Lange nachdem die Epidermis schon wieder einen dichten Ueberzug über die verletzten Gewebstheile gebildet hat, differenzirt sich erst die Cutis, bis dahin ist sie von dem allgemeinen Bindegewebe weder bei Amphibien noch bei den Reptilien zu trennen.

Ich unterlasse es, hier eine längere Schilderung der normalen Cutis unserer Thiere zu geben, und verweise desshalb auf die einschlägigen Arbeiten besonders von *Leydig* und *Kerbert*; nur wenn die Cutis nicht wieder in der normalen Weise hergestellt wird durch den Regenerationsprocess, werde ich auch auf die Structur der normalen Lederhaut näher eingehen müssen.

Wie bereits erwähnt, wird die Cutis bedeutend später differenzirt als die Epidermis, was eben seinen Grund darin hat, dass bei der Regeneration in den jüngeren Stadien die Epidermis schneller und vollständiger sich neubildet wie die Cutis. Dies geschieht aber nach dem bekannten Grundsatze, dass Gewebe, deren Zusammenhang ein lockerer ist, deren einzelne Elemente also eine bedeutendere Selbständigkeit behalten, sich schneller und vollständiger regeneriren, wie Gewebe mit complicirteren Verschmelzungen.

Die Zellen der Epidermis stehen ja in einem gewissen Zusammenhange, sind aber nie derartig verschmolzen und metamorphosirt wie die Elemente der Cutis, die ja bei ausgewachsenen Thieren kaum noch embryonale Zellen enthält. So wird sich, während die Epidermis schon wieder vollständig neugebildet ist und den typischen Charakter trägt, an Stelle der Cutis erst ein zelliges Blastem bilden müssen, aus dessen embryonalen Bindegewebszellen nun durch secundäre Wachsthumsvorgänge die Fasern, Fibrillen etc. der Cutis hervorgehen.

Da die Cutis ausserordentlich verschiedenartig gebaut ist, da neben den einfachsten auch die complicirtesten Structurverhältnisse sich vorfinden, so werden wir naturgemäss mit der Betrachtung der einfacheren beginnen. Diese finden sich nun eigenthümlicher Weise nicht bei den Amphibien, sondern bei einzelnen Reptilienformen. Die Cutis von Hemidactylus und Phyllodactylus ist fast ganz aus zelligen Elementen zusammengesetzt, welche wenig oder gar nicht mit einander verschmelzen.

So sagt *Leydig*[1]) von der Cutis des Phyllodactylus europaeus: „Umgekehrt ist bei dem weichhäutigen Ph. eur. dieser Theil der Lederhaut (d. fibrilläre) sehr zurückgewichen, während das weiche, blasig-zellige Bindegewebe in weit grösserer Menge sich entwickelt hat."

Es ist hier im Schwanze eine Trennung der unter der Epidermis liegenden Bindegewebeschichten in Cutis und Unterhautzellgewebe nicht möglich, da man sich aber daran gewöhnt hat, die direct unter der Epidermis liegende Schicht, soweit sie sich mit der ersteren zusammen abheben lässt, als Cutis zu bezeichnen, so wollen wir diesen Namen hier beibehalten.

Viel auffälliger wie bei Phyllodactylus europ. sind die Verhältnisse bei Hemidactylus frenatus und platyurus, da hier die blasige Cutis eine bedeutende Stärke erreicht.

Bekanntlich besitzen die in Rede stehenden Hemidactylusarten einen dorsoventral comprimirten Schwanz, so dass der Querschnitt die Gestalt einer Spindel erhält.

Diese eigenthümliche breite Form des Schwanzes wird hauptsächlich durch seitliche Wucherung der Cutis hervorgerufen, denn Muskulatur und Skelet werden nur sehr wenig comprimirt. Dicht unter der Epidermis liegt nun ein ganz dünner Streifen fibrillären Bindegewebes, worauf eine blasige Zellmasse folgt, die etwa wie leere Fettzellen aussehen und dann abermals eine fibrilläre Schicht die der Muskulatur, dem Muskelschlauche, wie man sich hier ausdrücken könnte, dicht anliegt. Die blasige Zellschicht ist an der Ventral- und Cardialfläche sehr dünn, an den Seiten sehr stark entwickelt. Zellkerne kann man in ihr am normalen Schwanze nicht nachweisen.

Sehr interessant sind nun die Verhältnisse am regenerirten Schwanze, denn bei jüngeren Stadien lässt sich deutlich erkennen, dass die Cutis hier wirklich aus einer grossen Anzahl blasiger Zellen besteht, die mit Kernen versehen sind und bald eine ausserordentlich starke Zellhaut absondern.

Die obersten Schichten werden wie die dem Muskelschlauch anliegenden jedoch nicht in dieser Weise erhalten, sondern es bildet sich an diesen Stellen ein wenig fibrilläres Gewebes aus.

Ich habe versucht, diese Verhältnisse in Fig. 6 Taf. 1 darzustellen, es sind jedoch die Kerne in Wirklichkeit deutlicher als sie dort der Zeichner angegeben.

Der regenerirte Schwanz von Hemidactylus frenatus, durch dessen mittleren Theil etwa der Schnitt gelegt ist, war von ziemlich bedeutender Länge (ca. 3 cm) und an der Schnittstelle 7 mm breit, wir haben es also mit einem ziemlich ausgewachsenen Schwanze zu thun.

Sogleich in die Augen fallend ist die Aehnlichkeit der Cutiszellen mit den Fettzellen, welche im Innern des Muskelschlauches die Knorpelröhre umgeben, und es handelt sich wahr-

[1]) Ueber die allgem. Bedeckungen der Amphibien. Arch f. mik. Anat. Bd. XII. p. 223.

scheinlich auch um eine Fettmetamorphose in diesen Zellen, obgleich dieselbe später eintritt, als bei dem inneren Fettkörper.

Zwischen den blasigen Zellen, deren Inhalt durch die Behandlungsweise mit Alkohol, Terpentinöl etc. längst ausgezogen ist, liegen nun einzelne Fasern und mehrfach kleine Blutgefässe, die ein, wie es scheint, ziemlich umfangreiches Capillarnetz nach den oberen Schichten der Cutis senden. Von Nerven konnte ich dagegen in der Cutis nichts erkennen. Die jüngsten Stadien standen mir von Hemidactylus leider nicht zur Verfügung, doch kann man auch bei diesem Object beliebig jüngere wie ältere Entwickelungsstufen erhalten, indem man entweder Längsschnitte durch den regenerirten Schwanz anfertigt oder eine Querschnittserie. Einige Zellen aus dem Fettgewebe der Cutis habe ich Fig. 17. Taf. III. abgebildet. Das Protoplasma ist fast ganz geschwunden und der Kern an die Zellwand gedrängt worden, nur selten sieht man den Kern noch in der Mitte der Zelle durch Protoplasmastränge mit der Zellwand verbunden. Da mir lebendes Material nicht zur Verfügung stand, so kann ich leider nicht mit Bestimmtheit behaupten, dass in diesen blasigen Zellen der Cutis eine Fettmetamorphose stattfindet, die Wahrscheinlichkeit spricht jedoch dafür, denn erstens sind diese Zellen später nicht zu unterscheiden von den das Knorpelrohr umgebenden Zellen und zweitens ist der Kern hier wie dort in älteren Stadien an die Zellwand gedrückt worden, ein Zeichen, dass eine Protoplasmametamorphose stattgefunden hat. Sehr wohl könnte man auch an eine Metamorphose in Zellwasser denken, allein da bei den übrigen Ascalaboten und Eidechsen ein richtiger Fettkörper im Schwanze vorhanden und um die Wirbelsäule herumgelagert ist, so werden bei Hemidactylus die Verhältnisse wahrscheinlich ähnliche sein.

Bei Phyllodactylus findet sich weder beim normalen noch beim regenerirten Schwanze Fett in der Cutis, hier nimmt der Kern in grossen blasigen Zellen meistens die Mitte ein, während das Protoplasma selbst äusserst durchsichtig und schwer zu färben ist.

Auffallend ist bei Ph. eur. der grosse Reichthum an Blutgefässen in der Cutis in verhältnissmässig noch jungen Regenerationsstadien. Die erste Bildung der Schuppe geht wie bei den Eidechsen durch eine Einstülpung der Epidermiszellen vor sich, während das Pigment ein fein verzweigtes continuirliches Netzwerk in der Cutis bildet, welches zuweilen in die Schleimschicht der Epidermis hinüber zieht. Die grossen braunen Pigmentzellen des normalen Schwanzes fehlen in diesem Stadium noch vollständig. Im normalen Schwanze des Platydactylus facetanus findet wahrscheinlich bereits eine Fettmetamorphose in den blasigen Zellen der Cutis statt; die Kerne fehlen oder sind wandständig und der Rest des bildungsfähigen Protoplasmas ist sehr gering. Im Ganzen sind die Verhältnisse denen sehr ähnlich, die wir bei Hemidactylus vorfanden, nur ist die obere fibrilläre Schicht sehr dicht und innerhalb derselben finden sich die bekannten Knochenkugeln, die als Rudimente der bei Anguis und anderen Reptilien vorkommenden Knochenschuppen gedeutet werden können.

Bei Platydactylus verus ist im Gegensatz zu den übrigen Ascalaboten die blasige Schicht sehr schmal, dagegen sind die fibrillären Lagen sehr stark ausgebildet und mehrfache Verbindungsstränge ziehen sich zwischen den beiden primären Schichten hin, besonders ausgebildet an den Einsenkungen der Schuppen. Bei beiden Thieren tritt nun im regenerirten Schwanze das blasige Gewebe sehr hinter dem fibrillären zurück, so dass im Gegensatz zu Hemidactylus die Cutis kräftiger und widerstandsfähiger wird durch den bedeutenderen Umfang der Faserzüge. Dafür fehlen aber

auch noch in den ältesten regenerirten Schwänzen die normalen Knochenkugeln; es scheint mir, als wenn dieselben bei den genannten Geckonen überhaupt nicht regenerirt würden.

Die Anordnung der normalen Cutis bei Lacerta und Anguis ist besonders von *Leydig* und *Kerbert* in mustergültiger Weise geschildert worden, ich brauche deshalb nur auf die betreffenden Arbeiten zu verweisen. Die Regeneration geht in den ersten Stadien in gleicher Weise vor sich, wie bei den Ascalaboten und, wie wir später sehen werden, auch bei den Amphibien.

In der ersten Zeit ist, wie bereits erwähnt, die Cutis durchaus noch nicht von dem allgemeinen Bindegewebe zu trennen, selbst wenn die erste Bildung der Schuppen durch Einstülpung beginnt, kann man von einer Differenzirung in der Lederhaut noch nichts erkennen.

Jetzt erst erhebt sich in der Mitte zwischen zwei Schuppenfurchen eine kleine Papille, an deren beiden Seiten sich blasige Zellen ansammeln. Vielfache Ausläufer der Zellen des Rete Malpighii ragen in dieses Blastem hinein, in welchem sich ausser wenigen Pigmentzellen eine Menge von Wanderzellen nachweisen lassen.

Allmählig wächst die Papille nun und treibt die Epidermis papillenartig auf, jedoch nie in gerader Richtung, sondern mit sofortiger Biegung nach hinten. Das spongiöse Gewebe wuchert sehr stark, es bilden sich massenhafte Ansammlungen von Pigment, besonders in den Spitzen der Schuppen und zwischen dem lockeren Gewebe legen sich eine grosse Anzahl von Blutgefässen an. (vergl. Taf. III, Fig. 2). Damit ist wiederum ein bedeutender Unterschied zwischen dem Wachsthum der normalen und der Bildung der regenerirten Schuppe documentirt.

Während die embryonale Schuppe zuerst radiär symmetrisch nach aussen wächst, wird die breite Cutispapille der regenerirten Schuppe sogleich in der Richtung angelegt, in welcher die Schuppe im späteren Entwickelungsstadium sich ausdehnt. Die regenerirte Schuppe wächst von Anfang an bilateral-symmetrisch und die Cutispapille derselben ist nach hinten gebogen. Auch hierdurch wird, wie leicht verständlich, eine bedeutende Abkürzung des Bildungsvorganges bewirkt.

Das fibrilläre Gewebe ist bei Lacerta besonders in den unteren Lagen sehr stark; wegen der normalen Entwickelung derselben verweise ich auf die vorzügliche Arbeit von *Boll*, deren Ergebnisse ich bei der Vergleichung zu Grunde lege. [1]) Die Entwickelung des Bindgewebes der Cutis wird speziell von *Kusnetzoff* [2]) behandelt, welcher die von *Schwann* und *M. Schultze* aufgestellten Theorien etwas modificirt, jedoch durch *Boll* widerlegt wird.

Auch bei der Regeneration verlaufen die Entwickelungsphasen in fast gleicher Weise wie beim Embryo.

Wir finden zuerst ein zelliges Blastem, dessen einzelne Zellen protoplasmareich und hüllenlos so dicht gedrängt stehen, dass sie miteinander zu verschmelzen scheinen. Die Kerne dieser Zellen sind länglich und mit der schmalen Achse zur Längsachse des Schwanzes senkrecht gestellt. Aus diesem Blastem entwickelt sich nun nicht nur die Cutis mit ihren blasigen Zellen und den Fibrillen, sondern, wie wir später sehen werden, noch eine ganze Anzahl von anderen Geweben.

Nun sondert sich die obere, der Epidermis zunächst liegende Schicht vom übrigen Blastem ab, dadurch, dass die Zellen derselben sich vergrössern und deutlichere Wandungen zeigen, während

---

[1]) Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Gewebe 1. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 7, p. 276, Taf. 15—17 und 2. dasselbe Arch. Bd. 8, p. 28, Taf. II.

[2]) Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Cutis. Wiener acad. Sitzungsber. LVI. 1867.

die nun folgenden Zellen durch Bildung von vielfachen Ausläufern die Fibrillen und Fibrillenbündel liefern. Auch bei den Reptilien scheint es mir, als wenn aus einer Zelle viele Fibrillen hervorgingen, da man oft sternförmige Zellen in der Cutis beobachtet, welche ihre Ausläufer nach allen Richtungen hin versenden.

Zwischen den Fibrillenbündeln bleiben dann einzelne Zellen als Bindegewebskörperchen oder Zellplatten zurück. Ein bedeutender Unterschied zwischen diesem Bildungsvorgange und der embryonalen Entwickelung findet also nicht statt, wenn ich auch behaupten möchte, dass innerhalb des regenerirten fibrillären Gewebes sich wenigstens in der ersten Zeit mehr Embryonalzellen erhalten, als in dem normalen. Sehr wichtig sind die zwischen den Fibrillen sich erhaltenden Embryonalzellen, die dann in keinem Falle vorher Fibrillen gebildet haben, für die Regeneration der Knochenplatten in der Cutis von Anguis fragilis, Senira bicolor etc., denn sie sind es, welche sich zu Osteoblasten umbilden und aus denen also die Knochenkörperchen der späteren Knochenschuppe werden.

Für die normale Bildung der Hautknochen liegen so gut wie gar keine speciellen Beobachtungen vor, nur *Kerbert* gibt pag. 225 eine kurze Darstellung ihres gröberen anatomischen Baues. „Das Bindegewebe umhüllt nicht nur die Knochenschuppen vollkommen, es steht auch das der oberen Seite mit dem der unteren Seite in Verbindung und zwar durch die sogenannten Markkanäle oder Havers'schen Kanäle. Die Kanäle dienen zur Ernährung, sie beherbergen daher die Blutgefässe, welche dann weiter von Bindegewebe nicht blos, sondern auch von Nerven und Pigment begleitet werden können." Die Zahl dieser Kanäle ist jedoch sehr verschieden, bei Pseudopus liegt sogar eine Art spongiösen Knochens über einer als Substanzia dura bezeichneten Schicht.

Ueber die histogenetische Entwickelung erfahren wir leider weiter nichts; ich denke jedoch, dass embryonale und regenerative Verhältnisse hier im wesentlichen übereinstimmen werden.

Die Osteoblasten bilden sich wie bereits erwähnt, aus Embryonalzellen heraus und behalten lange Zeit ihren Charakter als lebensfähige, protoplasmareiche Zellen. In den ersten Stadien der Verknöcherung sind sie häufiger, allmählig jedoch scheint ein grosser Theil derselben entweder resorbirt zu werden oder direct in die Knochensubstanz überzugehen, wodurch die von *Waldeger*[1]) vertretene Ansicht über die Knochenbildung eine weitere Stütze erhielte. Wie die Embryonalzellen sich zu Osteoblasten umbilden, konnte ich nicht genau beobachten, genug, im Bereich der späteren Knochenplatte treten gleichzeitig eine ganze Anzahl derselben auf, indem die Verkalkung sofort um dieselben beginnt. Die Ausläufer der Knochenkörperchen sind von Anfang an sehr kurz und in geringer Anzahl vorhanden, später schwinden sie fast ganz, so dass die Hautknochen bei Anguis in späteren Stadien äusserst homogen und consistent erscheinen. Die Markräume scheinen sich von der oberen Partie der Cutis abzuschnüren, wodurch auch das massenhafte Vorkommen von Pigmentzellen in denselben erklärt wird. Die Osteoklasten oder Myeloplaxen besitzen eine ganz bedeutende Anzahl von Kernen und sind wohl 12 mal grösser wie die Knochenkörperchen.

Die Schuppentasche besteht aus fibrillärem Gewebe, das keine Verkalkung erkennen lässt, dagegen ausserordentlich stark und widerstandsfähig ist.

---

[1]) Ueber den Ossificationsprocess Arch. f. mikr. Anat. I. p. 354. 1865 und: Untersuchungen über die Entwickelung der Zähne. 2. Abh. Ztsch. f. rationelle Medizin. III. Reihe. Bd XXIV. p. 169.

Uebrigens sind die regenerirten Knochenschuppen bei Anguis zuerst durchaus nicht regelmässig angelegt, es scheint vielmehr, als wenn die ganze mittlere Partie der Cutis ursprünglich verknöcherte und dass die spätere Regelmässigkeit erst durch die Thätigkeit der Myeloplaxen hergestellt würde. Diese Resorptionserscheinungen sind jedoch am conservirten Material so ausserordentlich schwierig zu beobachten, dass ich es für nothwendig erachte, über dieselben noch genauere Studien anzustellen und an anderem Orte darüber zu berichten.

Bei den Geckotiden, welche normalerweise die bekannten Knochenkügelchen in der Cutis führen, konnte ich auch an älteren regenerirten Schwänzen eine Regeneration derselben nicht beobachten. Wie bereits erwähnt, wird hier nur die fibrilläre Lage der Cutis ausserordentlich derb und zeigt jene feine lockige Anordnung, die im fibrillären Bindegewebe der höheren Thiere so häufig auftritt.

Während bei den Reptilien die geschilderten Verhältnisse recht unangenehm und schwer zu beobachten sind wegen der Kleinheit der Gewebselemente, lässt sich bei den Amphibien auch der Regenerationsprozess der Cutis leichter verfolgen. Die normale Entwickelung der Cutis der Amphibien wurde von mehreren Forschern in gründlichster Weise untersucht. Die Arbeit von *Eberth* [1]) soll mir bei der Vergleichung der regenerativen Vorgänge mit der normalen Bildung als Grundlage dienen, wenn wir die correct beschriebenen Thatsachen heute auch zum Theil anders deuten müssen. Aus *Eberth*'s Darstellung entnehme ich Folgendes: „Der flossenartige Schwanz junger Froschlarven besteht in der ersten Zeit aus einer zelligen Achse und einer homogenen, gallertigen, dieselbe deckenden Platte mit ihrem Epithel. Diese homogene Substanz ist nach *Hensen* anfangs zellenlos, aber der äusserste Saum derselben ist immer homogen, wenn auch später in der Peripherie des Schwanzes Zellen auftreten. Da die erste Bildung dieser Gallerte ohne Vermittelung in derselben eingeschlossener Zellen erfolgt, ist sie wohl nach *Hensen* als ein von der Epidermis geliefertes Secret zu betrachten, in welches von der zelligen Achse des Schwanzes Zellen einwandern. Etwas abweichend ist die Ansicht *Remak*'s, nach welcher die Gallerte mehr ein Secret der zelligen Elemente der Achse wäre. Diese homogene Substanz verdichtet sich nach *Remak* an der Oberfläche nicht nur am Schwanze, sondern am ganzen Körper zu einer festeren, glashellen Membran, die jedoch *Hensen* nicht als eine für sich bestehende auffassen kann, da ihm die Isolirung nie gelungen ist." *Eberth* vermuthet, dass *Hensen* nur ganz junge Larven untersuchte, bei denen allerdings der Saum noch sehr zart ist, „später ist, wenigstens bei Bombinator igneus dieser homogene Saum als eine ziemlich feste Membran in kleinen Stücken zu isoliren". . . .

Die Bezeichnung derselben als homogene oder glashelle Membran ist jedoch nur für die früheste Larvenperiode zulässig, indem die betreffende Schicht, wie das schon längst bekannt ist, später Quer- und Längsstreifen erhält, die *Remak* als Andeutung der mit Kernen besetzten einander durchkreuzenden Bindegewebsbündel betrachtet, welche im entwickelten Zustande den derberen Hauptbestandtheil der Cutis bilden und wie der genannte Embryologe vermuthet, aus einer Verschmelzung der Zellen hervorgehen" . . . . „Die besprochene Schicht ist in der That die junge Cutis, und es ist merkwürdig, wie aus ihr, die anfangs ganz zellenlos ist, später die zellenreiche

[1]) Zur Entwickelung der Gewebe im Schwanze der Froschlarven. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II, 1866. p. 490. Taf. XXIV. Fig. 1 und 2 und Taf. XXV. Fig. 1—2, 7—25.

Cutis sich entwickelt“ . . . . „Bei jungen Larven besteht diese Schicht aus feinen, steifen, unter rechtem Winkel sich kreuzenden Fasern, wie man diese leicht an Rissstellen sieht. Die ganze Lamelle gleicht einem Gitterwerk mit sehr feinen punktförmigen Lücken. Nirgends trifft man um diese Zeit kernhaltiges Protoplasma in derselben, wohl aber zahlreiche feine Protoplasmafäden, die als Ausläufer der darunter gelegenen Zellen senkrecht die Cutis durchsetzen und bei Flächenansichten als feine Punkte erscheinen. Da diese Protoplasmafäden meist in Reihen gruppirt sind, die sich mit einander verbinden, entsteht an der Oberfläche das Bild eines feinen, durch Punkte angedeuteten Mosaiks.“ . . . “Verfolgt man die Entwickelung der Cutis bis zum Schluss der Larvenperiode und darüber hinaus, so sieht man, dass die feinen, starren, sie zusammensetzenden Fasern sich leicht kräuseln, mehr das Ansehen lockiger Bindegewebsfibrillen annehmen und sich zu feineren und gröberen Bündeln ordnen, während zugleich die Zwischenräume sich vergrössern. In die erweiterten Lücken schiebt sich von den untenliegenden Zellen Protoplasma vor, welches da und dort schon Kerne führt. Diese Protoplasmaklumpen bilden rundliche und längliche mit Ausläufern versehene Zellen — die jungen Bindegewebszellen der Cutis.“

Unmittelbar unter der Cutis der Froschlarven findet sich ein Netz mit einander verbundener Spindelzellen, die bald neben dem Kern wasserhelle Bläschen, bald Pigment führen. Dieses Gitter steht in einer besonderen Beziehung zu den Hautnerven. Innerhalb des homogenen Saumes konnte *E.* keine Nerven entdecken.

In diesen Darstellungen begegnen wir, wie bereits erwähnt, einigen veralteten Anschauungen. Wir werden heute natürlich den homogenen Saum der embryonalen Cutis nicht als ein Secret der Epidermiszellen sondern mit *Remak* als Secret der zelligen Elemente der Achse ansehen. Die durch die Beobachtung von *Eberth* dargestellten Thatsachen bleiben hierdurch unberührt und sind, wie ich mich an eigenen Präparaten überzeugen kann, wohl auch zweifelsohne richtig.

In der normalen Cutis von Proteus unterscheiden wir nach *Bugnion* 3 Lagen; eine obere compacte, die nur unterbrochen ist durch die aus ihr aufsteigenden Bindegewebsbündel und allein das Pigment führt bei Exemplaren, welche in der Gefangenschaft schlecht vor dem Lichte behütet wurden. Die mittlere Schicht ist die dickste, sie besitzt Lagen von verticalen und schrägen Fasern, welche die obere mit der unteren compacten Schicht verbinden und zwischen sich grosse durch ein gallertiges Gewebe ausgefüllte Lacunen lassen. Man bemerkt in diesen wellige Fasern und helle Zellen, welche sich zu sehr zarten Filamenten vereinigen, und so ein Netz von ausserordentlicher Feinheit bilden. In dieser Schicht befinden sich die Hautdrüsen, welche grossentheils von Gefässen und Nerven der Haut begleitet werden. Ihre Dicke variirt sehr; an gewissen Regionen des Körpers verschwindet sie fast vollständig und die beiden compacten äusseren Schichten nähern sich einander so, dass zwischen ihnen kaum ein Raum für die Hautdrüsen übrig bleibt. Die untere compacte Schicht ist gebildet von horizontalen Fibrillen, die eine wenig reguläre Gestalt besitzen; unterhalb derselben liegt das Unterhautzellgewebe, (paniculus adiposus), welches mitunter grössere Dimensionen einnimmt, als Epidermis und Cutis zusammen, und das selbst bei Individuen, welche mehrere Monate gefastet haben. Bei in Alkohol conservirten Exemplaren verschwindet das Fett, und es bleibt an dessen Stelle ein Gewebe, welches Alveolen von rautenförmiger Gestalt erkennen lässt.

Nach *Leydig* hat die Haut der Kaulquappe an Stelle der mittleren Schicht des erwachsenen

Frosches eine schlaffe und gelatinöse Schicht.[1]) Oberflächlich liegt wie beim Proteus, der längere Zeit in Gefangenschaft gelebt hat, ein Netz von verzweigten Pigmentzellen, aber die Ausdehnung der oberen Schicht ist viel geringer, als bei letzterem. Papillen existiren nicht.

Bei der Regeneration der Cutis von Proteus sehen wir nur diese 3 Schichten wiederum entstehen, und zwar gehen die feineren Verhältnisse bei der Bildung der Fibrillen in der Art vor sich, dass zuerst bestimmte Lagen von Bindegewebszellen näher zusammenrücken. In den allerersten Stadien finden wir auf dem Querschnitt ein Bild, wie ich es in Taf. III Fig. 14 f. Bg. dargestellt habe. Die Epidermis besteht aus vollständig gleichmässigen Zellen; die Cutis aus einem ebenso gleichmässigen Blastem, in welchem keinerlei Differencirungen zu erkennen sind.

Nicht wie in der Beschreibung der embryonalen Entwickelung dargestellt wurde, geht die Neubildung der Cutis bei erwachsenen Amphibien vor sich, sondern in ähnlicher Weise, wie bei den Reptilien. Selbst bei den Larven findet eine Regeneration des homogenen Gallertgewebes nicht statt, es tritt vielmehr an Stelle desselben, wie bei den erwachsenen Amphibien, ein Blastem von dichtgedrängt stehenden embryonalen Bindegewebszellen, Zellen, die denen sehr ähnlich sind, welche beim Embryo die Achse des Schwanzes zusammensetzen. Ausnahmen finden allerdings hierbei ebenfalls statt. Wie bereits erwähnt bildet sich in einem sehr frühen Stadium der Regeneration des Froschschwanzes am Ende desselben ein knopfartiges Gebilde, das vollständig hohl ist. Hier fehlt die Cutis noch gänzlich wenn man nicht die wenigen Embryonalzellen, welche in der lymphartigen Flüssigkeit dieses Hohlraumes flottiren, als erste Cutiszellen ansehen will. Erst allmählich wird das neue Blastem auch in diese Kugel hineintreten und nun nach und nach an den älteren Stellen eine Umwandlung in Fibrillen etc. vor sich gehen. Die Neubildung der stärkeren Faserzüge des Bindegewebes der Cutis lässt sich am besten bei Proteus studiren, weil hier wie eben aus der *Bugnion*'schen Arbeit erwähnt wurde, ein isolirter Fibrillenstrang in einiger Entfernung von der Epidermis auftritt, und weil bei diesem Thiere die Chromatophoren nicht so störend wirken, wie bei den anderen Amphibien. Auch bei dieser Untersuchung hatte ich wiederum Gelegenheit, die *Boll*'schen Befunde zu bestätigen; es kommen die Fibrillen nur durch die Umwandlung von Zellen zu Stande, nicht etwa durch die Umlagerung der Moleküle der Grundsubstanz. Ueberhaupt wird die Ansicht, dass das fibrilläre Gewebe durch Umwandlung der Grundsubstanz entstehe, wohl mehr und mehr verlassen werden, obgleich ein so bedeutender Vertreter der Histologie wie *Ranvier*, bestrebt ist auf alle mögliche Weise diese Theorie zu stützen; hat doch für die wirbellosen Thiere *Brock* neuerdings die Entstehung der Fibrillen bei dem Bindegewebe der Mollusken aus Bindegewebskörperchen nachgewiesen. Es scheint mir, als ob *Ranvier* sich durch Kunstprodukte vielfach hat täuschen lassen. Ich glaube auf die Entwickelung der Fibrillen nicht näher eingehen zu müssen und will nur mittheilen, dass an einem ziemlich vollständig regenerirten Schwanze von Proteus am oberen und unteren Flossensaum die Fibrillen aufhören, und dass an ihre Stelle Zellen treten, die zuerst mit einem oder vielen Ausläufern versehen sind, bis sie zuletzt den Charakter vollständig embryonaler Zellen tragen. Auch die Basalmembran der Epidermis ist aus Zellen entstanden, die sich am oberen und unteren Theil noch vorfinden, in der Mitte jedoch verschwinden, da sie vollständig mit einander verschmelzen. In diesen Zellen verändern sich die Kerne allmählig: sie werden mit der Zelle länger

[1]) *Leydig:* Nova acta Leopold. Carol. 1868. p. 44.

und schlanker, und gehen zum grössten Theil zuletzt zu Grunde, wenn die Fibrillen- und Membranenbildung die höchste Stufe erreicht hat. Dazwischen bleiben jedoch stets mehrere Zellen mit embryonalem Charakter bestehen, die sogenannten Bindegewebskörperchen, deren Funktion mir eine complicirtere zu sein scheint, als bisher angenommen wurde. Durch die Beobachtung regenerirter Theile wird man unwillkürlich darauf hingeführt, diese Bindegewebskörperchen als diejenigen Elemente anzusehen, aus denen eventuell bei Verletzungen oder beim unbrauchbar werden einzelner Faserzüge neue Fibrillen sich bilden. Wahrscheinlich kommt ihnen daneben auch eine ernährende Funktion zu.

Ueber die Bildung der Pigmentzellen besitzen wir die ausführlichen Untersuchungen von *Bruch* [1]), welcher die verschiedenartige Form, in welcher die Pigmentzellen im thierischen Körper auftreten, genauer studirte. Wichtiger für unsere Untersuchungen sind die Beobachtungen, welche von *Kerbert* bei Reptilien gemacht worden sind [2]), da derselbe die Einwanderung farbloser, „stark lichtbrechender" Elemente aus der Cutis in die Epidermis nachweisen konnte. Erst in der Epidermis metamorphosiren diese Zellen ihren Inhalt dann derart, dass sie zu Pigmentzellen werden, und wandern später in einem bestimmten Stadium der Embryonalentwickelung aus der Epidermis in die Cutis zurück. Bei der Regeneration findet man nun ähnliche Verhältnisse in einem sehr frühen Stadium auftreten; man sieht helle Bindegewebszellen am Saum in der Epidermis hinwandern, sie in die Epidermis eindringen und dort zu Pigmentzellen werden. Aber nicht blos hier, sondern auch in dem gesammten Unterhautzellgewebe finden sich derartige Umwandlungen von Bindegewebszellen in Pigmentzellen und es kann meiner Beobachtung nach jede noch nicht fixirte Bindegewebszelle ebenso zur Pigmentzelle werden, wie sie zur Fettzelle werden kann. Aber während die Fettzellen gewöhnlich ein besonderes fixes Gewebe bilden, welches von *Told* sogar als Fettgewebe oder als besonderer Fettkörper der Wirbelthiere angesprochen wurde, bilden die Pigmentzellen niemals einen bestimmten Plexus, sondern wandern, ähnlich wie die Leukocyten umher, bald hier, bald dort sich anhäufend, bis sie dann später allerdings zu bestimmten Netzen sich zusammenlegen, um die typischen Farbenerscheinungen der Haut hervorzurufen. Oftmals lagern sich mehrere Schichten über einander, und zwar verschieden gefärbte, wie dies vom Frosch schon lange bekannt ist; es werden dann, durch die den Zellen selbst innewohnende Contractilität und höchst wahrscheinlich durch besondere Innervationscentren veranlasst, die verschiedenen Färbungen der äusseren Haut hervorgebracht. Denn das Pigment ist nicht in allen Theilen gleichartig, sondern wir haben bei den Amphibien vor allen Dingen ein gelbliches, und ein dunkelbraunes oder schwarzes Pigment zu unterscheiden, und zwar liegen die helleren Zellen über den dunkleren. Somit werden, wenn sich die hellen Zellen contrahiren, die dunkleren Töne der darunter gelegenen schwarzen Zellen die Ueberhand gewinnen und das ganze Thier dunkler erscheinen: auch wird durch die Mischung der beiden Farben das bekannte Grün und Braun der Frösche hervorgerufen. Die schönen Zeichnungen, welche den erwachsenen Salamander auszeichnen, rühren davon her, dass die gelben Pigmentzellen sich beim erwachsenen Thier auch noch in der Epidermis befinden an denjenigen Stellen, an

---

[1]) Untersuchungen zur Kenntniss des körnigen Pigmentes der Wirbelthiere in physiologischer und pathologischer Hinsicht von *Karl Bruch*. Zürich 1844.

[2]) Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII. pag. 213 ff. Taf. 18—20.

welchen die gelben Flecke wahrzunehmen sind [1]), so dass hier ein Durchscheinen des schwarzen Pigmentes unmöglich wird. Uebrigens scheinen auch die dunklen Pigmentzellen bei weitem leichter contractil zu sein, als die gelben; man sieht bei conservirten Präparaten diese noch völlig ausgebreitet, während sich die dunklen zu einfachen Flecken zusammengezogen haben. Dass sich Pigment auch in den Epidermiszellen selbst vorfindet, wurde zuerst von *Leydig* bei Menopoma nachgewiesen und zwar fand derselbe, dass es sich hier hauptsächlich in den Kernen anhäuft; dann machte *Schöbl* dieselbe Beobachtung bei der Flughaut der Fledermäuse und ich fand, bei Pleurodeles, dass die Hauthöckerchen, welche zerstreut in der Epidermis sich vorfinden, auch durch die Pigmentirung der Kerne eine dunklere Farbe erhalten. Hier ist das Pigment kein körniges, sondern ein diffuses; durch die Regenerationserscheinungen werden wir jedoch darauf hingeführt, dass das diffuse Pigment aus dem körnigen entsteht, wahrscheinlich dadurch, dass die Körnchen mit der Zeit eine minimale Grösse annehmen, die durch unsere heutigen Hilfsmittel nicht mehr aufgelöst werden kann. Wodurch die verschiedene Färbung der Pigmentkörnchen in den verschiedenen Zellen bedingt wird, wage ich nicht zu entscheiden; es scheinen hier bestimmte Vererbungserscheinungen in Kraft zu treten, die jedoch so schwer zu definiren sind, dass wir es lieber einer späteren Zeit vorbehalten wollen, hierauf näher einzugehen. Jedenfalls ist das in der Epidermis der Eidechsen auftretende Pigment stets dunkelbraun bis schwarz, und es ist kein Unterschied in der Färbung zwischen diesem und den am Ende des Embryonallebens in der Cutis vorhandenen Pigmentzellen zu entdecken. Auch auf die Bildung der Pigmentzellen in der Epidermis und das Vorhandensein derselben in der Epidermis zeitlebens habe ich bereits a. a. O. aufmerksam gemacht, und werde die Theorien, welche sich hierauf aufbauen lassen, noch im Schlusstheil näher erörtern.

Die Hauptbildungsstätte der Pigmentzellen bleibt die Cutis, und hier habe ich beobachtet, dass einzelne der Cutiszellen, wenn sie noch einen embryonalen Charakter tragen, sich beliebig in Pigmentzellen umwandeln können: wenigstens können wir eine Pigmentzelle, die erst wenige Körnchen Pigment gebildet hat, nicht von einer anderen Cutiszelle unterscheiden. Die Ansammlung des Pigmentes beginnt um den Kern herum, und dieser wird zuerst vollständig von den Pigmentkörnchen eingehüllt, dann vermehrt sich das Pigment und es tritt in die Ausläufer der Zelle hinein und diese Ausläufer sind oft in der schönsten Weise zweigförmig verästelt, wie das von Salamanderlarven und anderen bereits längst bekannt ist. Alle diese Ausläufer behalten ihre Contractilität bis in's späteste Alter hinein, während der Kern der eigentlichen Pigmentzellen fast unverändert bleibt, und meist um sich herum in nächster Nähe einen Hof noch unveränderten Protoplasmas erhält. Die Körnchen können zuerst minimal klein sein, sie werden jedoch später so gross, dass man sie schon mit geringen Vergrösserungen auflösen kann. Ist die Pigmentzelle vollständig ausgebildet, hat sie ihr sämmtliches Protoplasma also der Pigmentmetamorphose unterworfen, so wird sie höchst wahrscheinlich ihren Ort nicht mehr wechseln können und es werden dadurch dann die fixen Zeichnungen auf der äusseren Haut hervorgerufen. Eigene Muskeln kommen nach meinen Beobachtungen den Pigmentzellen der Amphibien nicht zu, sondern sie sind, wie bereits erwähnt, per se contractil.

[1]) *Pfitzner*, l. c.

Zum Schluss möchte ich noch erwähnen, dass der Schildkrötenpanzer physiologisch in anderer Weise wächst, wie die Haut der übrigen Reptilien. Es tritt eine Häutung bei den Schildkröten niemals ein, sondern es legen sich die sich neu bildenden nur durch Opposition wachsenden Hornlamellen in so eigenthümlicher Weise aneinander, dass durch die Furchensysteme, welche die einzelnen Hornschuppen von einander trennen, ein stetiges Wachsthum der Epidermis vor sich gehen kann, ohne dass eben eine Abstossung der äusseren, härter gewordenen Schichten nothwendig geworden wäre. Diese Abstossung findet vielmehr nur in den Furchen statt. Jedermann kann sich leicht von dieser Art des Wachsthums an einem Schildkrötenpanzer überzeugen. Dagegen tritt bei Verletzungen der äusseren Schale ein sehr intensiver Regenerationsprocess auf, durch welchen selbst in kurzer Zeit grössere Verletzungen ausgebessert werden. Dann ist freilich der Hornpanzer oftmals nicht mehr so regelmässig geformt, wie früher, sondern wir finden die mannigfaltigsten Unregelmässigkeiten, Buckel, Löcher u. s. w. in ihm auftreten.

---

3. Hautdrüsen und Hautsinnesorgane.

Die Regeneration dieser beiden Organe hätte eigentlich bereits in den vorigen Capiteln abgehandelt werden können, jedoch schien es mir insofern zweckmässiger, sie gesondert zu betrachten als die Entstehung dieser Organe nur dann verständlich wird, wenn man über die Entwickelung der Epidermis und Cutis, sowohl beim Embryo, wie bei der Regeneration vollständig im Klaren ist. Ich hoffe nun in den vorhergehenden Capiteln zur Genüge die Entwickelungsgeschichte dieser beiden Lagen der Haut klargestellt zu haben, so dass ich zur Betrachtung der Regeneration dieser Organe übergehen kann.

Ueber die Entwickelung der Hautdrüsen finden wir nur ganz vereinzelte Angaben in der Litteratur; vor Allem sind es die Arbeiten von *v. Török*, welche hier berücksichtigt werden müssen. Bei den höheren Thieren war bereits durch *Johannes Müller*, *Pflüger*, *Leydig* und Andere nachgewiesen, dass die Schweissdrüsen, die Talgdrüsen und andere Drüsenarten sich durch Einstülpungen vom Epithel herausbilden. Die Kenntniss dieser Vorgänge bei den Amphibien war bisher in Dunkel gehüllt, wenn man auch vermuthen konnte, dass dieselbe in ähnlicher Weise vor sich gehen würde, wie bei den Säugethieren. *v. Török* machte nun im Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1874, No. 17 darauf aufmerksam, dass Cutisdrüsen und Hautsinnesorgane bei den Amphibien in derselben Weise entstünden, wie bei den Säugethieren. Verfertigt man Durchschnitte durch die Haut, so kann man an der freien Oberfläche der obersten Zellenlage von Stelle zu Stelle knospenartige Hervorragungen bemerken, die als einzelne, auffallend vergrösserte Zellen sich erweisen. (Sie enthalten als active Bildungscentra 2—3 Dotterplättchengruppen). Ihre spätere Entwickelungsgeschichte liefert den Beweis, dass diese Zellen die ersten Organanlagen — Drüsen,

Organe des 6. Sinnes — der Haut sind, weshalb er sie als „Organoblasten" der Haut bezeichnen möchte. Theils während die Dotterplättchengruppen die Metamorphose (Schmelzung oder Aufquellung) eingehen, theils später, zeigt die vergrösserte Mutterzelle — Organoblast — die Neigung zur Vermehrung: die Theilungsproducte werden selbstständiger. Weiter wurde die Entstehung dieser Organe nur noch von *Leydig* beobachtet, der sie innerhalb der Eihülle an 3—4 mm langen Larven von Triton alpestris schon als gut abgegrenzte Epidermisbildungen erkannte. Jedenfalls ist damit eine sehr frühe Anlage der Cutisdrüsen und Hautsinnesorgane constatirt.

Im Gegensatz zum Axolotl, den Salamandrinen und Fröschen hat der Proteus nur eine einzige Art von Hautdrüsen, die Schleimdrüsen, welche den kleineren Drüsen mit transparentem Inhalt der übrigen Amphibien homolog sind. Sie bieten den Anblick einer Retorte, und setzen sich aus einem Körper zusammen, welcher in die breite Schicht der Cutis eingebettet ist, und aus einem Excretionsgang, welcher direct die Epidermis durchbricht, um sich an der Oberfläche zu öffnen. Oft ist er verengt an der Stelle, an welcher er die compacte obere Schicht an der Cutis durchbricht, und so entsteht die Form einer Calabasse, 0,15—0,10 mm im Durchmesser, auch 0,25—0,30 an einzelnen Stellen. Die Tunica propria ist eine homogene Membran, welche namentlich in der Nachbarschaft der Oeffnung besäet ist mit einer grossen Anzahl von Kernen. Dazu treten Muskelfasern, von denen *Bugnion* mehr als 70 an einer einzigen Drüse gezählt hat. Das innere Epithel setzt sich aus grossen konischen Zellen zusammen, deren Spitze abgerundet ist und sich gegen die Seite der Oeffnung neigt. Sie haben einen excentrischen runden Kern von 0,12 mm Durchmesser, scheinen mit einer schleimigen Masse erfüllt, und lassen sich mit der grössten Leichtigkeit isoliren. Mit Ueberosmiumsäure treten die Schleimkörperchen sehr deutlich hervor. Bei jüngeren Drüsen findet man diese Zellen nach Art eines Epithels an die Wand der Drüsen angelagert.

Axolotl, Salamander, Kröte und der grösste Theil der übrigen Amphibien besitzen ausser diesen transparenten Drüsen eine grosse Zahl viel voluminöserer Drüsen, deren Inhalt von einer Anzahl runder stark lichtbrechender Körnchen erfüllt ist und von grossen wenig glänzenden Tröpfchen. Diese Körnchen lösen sich weder in Aether, noch in Alkohol, noch in Säuren. Es sind dies diejenigen Drüsen, welche, wenn man das Thier reizt, eine Art giftigen, milchigen Secretes hervortreten lassen. Der Schleim des Proteus, welchem diese Drüsen fehlen, besitzt keine giftigen Eigenschaften; man kann denselben auf die Zunge oder die Conjunctiva bringen, ohne die mindeste Irritation zu verspüren.

Ich selbst habe bei Pleurodeles Waltlii folgendes beobachten können. Die Cutisdrüsen nahmen am normalen Schwanze gegen das Ende hin allmählig an Grösse ab; es liegen jedoch zwischen den grossen Drüsen auch kleinere, die nur als Ersatzdrüsen gedeutet werden können. Nach dem Schwanzende zu werden die Drüsen kleiner und kleiner, bis zuletzt gar keine mehr wahrgenommen werden können, sondern nur noch Verdickungen in der Schicht des Rete Malpighii. „Bei Pleurodeles weicht die Entstehung der Cutisdrüsen in sofern von der bei anderen Urodelen gefundenen ab, als sich bei diesem Thiere nur ausschliesslich die Zellen des Rete Malpighii an der Bildung betheiligen, nicht auch die Zellen der nächstfolgenden Schichten, wie ich bei Tritonen-Larven und bei Perennibranchiaten beobachten konnte.

An bestimmten Stellen findet eine so bedeutende Proliferation der Zellen des Rete statt, dass die neugebildeten Zellen in der Epidermis keinen Platz mehr haben, sie drängen sich daher zusammen und durchbrechen die darunter liegende Schicht der Cutis. In den einmal gebildeten

Raum dringen dann nach und nach mehr Zellen hinein und gruppiren sich so, dass ihre Kerne wandständig werden.

Dieser Process scheint sehr schnell zu verlaufen, denn die allerjüngsten Stadien sind schwer aufzufinden, häufiger sieht man das von mir Pleurodeles, Taf. XV Fig. 10 dargestellte Bild.

Dass ein Zusammenhang der jungen Drüsenzellen mit den Zellen des Rete besteht, sieht man sofort aus der Stellung der Kerne, die übrigens auch noch zum Ueberfluss etwas von dem eigenthümlichen Pigment behalten haben, welches die Epithelzellen der Epidermis auszeichnet.

Ist die Einstülpung in dieser Weise vor sich gegangen, so treten Bindegewebskörperchen hinzu und umgeben die neue Drüse als bindegewebige Scheide, in welcher sich später glatte Muskeln differenziren. Nun beginnt auch die Absonderung von Secret und die secundäre Bildung eines Ausführungsganges, während die Chromatophoren die Drüse zu umspannen suchen und die obersten Schichten des Bindegewebes den Hals der Drüse einschnüren.

Solche Drüsen können meiner Ansicht nach nicht das ganze Leben eines Thieres hindurch fungiren, es muss eine gewisse Erschöpfung und mit ihr eine Rückbildung statthaben; auch kann ich manche Bilder nicht anders, als auf die eben angegebene Weise deuten. Ein Ersatz muss geschafft werden und so bilden sich zwischen den grossen noch funktionirenden aber am Ende ihrer Thätigkeit stehenden Drüsen neue kleine Drüsen, welche später dieselbe Grösse wie die alten erreichen können."

Es ist klar, dass diese Einstülpung der Drüsen auf einem Stadium erfolgen muss, auf welchem die Cutis noch nicht den grössten Widerstand entgegensetzt, und deshalb wird, wie oben erwähnt, auch der grösste Theil der Einstülpungen am Schwanzende vor sich gehen, wo die Cutis noch eine embryonale, weiche Beschaffenheit hat.

Ueber die Entstehung der Hautsinnesorgane ist ausser den kurzen Angaben von *v. Török* und *Leydig* nichts bekannt geworden. Auch *Pfitzner*, von dem die neuesten Untersuchungen über die Amphibienhaut vorliegen, und der sich hauptsächlich mit einigen Specialfragen beschäftigt, konnte über die Bildung dieser Hautsinnesorgane nichts berichten. Ich selbst habe über die embryonale Entwickelung dieser Hautsinnesorgane keine besonderen Studien machen können und muss mich deshalb darauf beschränken, den Regenerationsprocess derselben zu beschreiben. Ueber die Structur der ausgebildeten Hautsinnesorgane liegen vor allem die schönen Beobachtungen von *Leydig*, *Franz Eilhardt Schulze*, *Bugnion* und *Malbranc* vor. *Malbranc* beschreibt die Seitenorgane ausserordentlich eingehend. Er führt aus, dass dieselben speciell für das Wasserleben bestimmte Organe sind (cf. meine Bemerkungen bei Pleurodeles), hauptsächlich studirt er die Anordnung der Sinnesorgane auf dem Körper, und es geht aus seinen Mittheilungen hervor, dass sie in bestimmt verlaufenden Zeichnungen gelegen sind, und zwar entlang dem Verlaufe aller 3 den genannten Thieren zukommenden Rami laterales nervi vagi. Bei der Deutung dieser Seitenorgane schliesst er sich mehr *Franz E. Schulze* an, indem er meint, dass die Natur dieser Bildungen mehr für eine Function als Wellensinnesorgane spräche. Die ursprüngliche Anlage der Seitenorgane scheint bei den Amphibien und Fischen eine segmentale zu sein. Bei älteren Thieren sind nach *Malbranc* die Seitenorgane viel zahlreicher, als bei den jüngeren, und es ist ihm darnach wahrscheinlich, dass diese hervorgegangen sind aus einer activen Theilung der ursprünglichen Seitenorgane während des Wachsthums des Thieres, indem diese „innerhalb ihrer engen Wohnung eine neue Gruppirung ihrer Bestandtheile vornehmen". Es zerfallen zunächst die inneren Zellen in mehrere

Bündel, die von den später ebenfalls auseinanderweichenden Mantelzellen umgeben werden; erst in zweiter Linie scheinen die Tochterorgane durch die zwischeneinwachsende Epidermis getrennt zu werden. Anfangs existirt auch noch eine gemeinsame Ausführungs-Oeffnung; dann wird dieselbe jedoch lappig ausgezogen und zerfällt endlich in vollständig getrennte, den neugebildeten Organen entsprechende Einzelmündungen. Von jungen Drüsen sind die Anlagen der Seitenorgane nur dadurch zu unterscheiden, dass das Pigment um erstere sich vollständig herumzieht, während es bei letzteren nur eine nach oben offene Grube bildet. Ueber die Degeneration weiss *Malbranc* nicht viel anzuführen; er glaubt dass dieselbe sehr schnell vor sich gehen müsse. „Die Seitenorgane der Amphibien gehen mit dem definitiven Uebertritt ihrer Eigenthümer zum Luftleben spurlos verloren. Das Wann, Wohin und Wie ihres Scheidens, die Momente der Rückbildung des gesammten Organsystems sind aber noch ein Räthsel."

Bereits in meiner Pleurodelesarbeit habe ich, wie oben citirt, darauf hingewiesen, dass die Bildung der Cutisdrüsen am Schwanzende nur durch die Einstülpung der untersten Zellschichten zu Stande kommt. Auch bei der Regeneration finden wir, wie das vorauszusetzen war, diese Verhältnisse wieder. Ich konnte niemals beobachten, dass bei Pleurodeles sich Zellen der mittleren Schichten sich an der Bildung der Cutisdrüsen betheiligten; dagegen war dies sehr wohl wahrzunehmen bei der Bildung der Hautsinnesorgane. In Folge dessen kann man bei Pleurodeles auf einem sehr frühen Regenerationsstadium die Anlage eines Hautsinnesorganes und einer Cutisdrüse von einander unterscheiden, da das Hautsinnesorgan sich in ähnlicher Weise zusammensetzt, wie es von den *v. Török*'schen Organoblasten bekannt ist. Zu den Hautdrüsen treten sehr bald Elemente aus der Cutis hinzu, wie ich das von der normalen Bildung auf Tafel XV, Figur 10 meiner Pleurodelesarbeit abgebildet habe, und bilden dann die Tunica propria der Drüse, und die Muskelelemente, welche sich der Längsaxe der Drüse entsprechend anordnen. Auch bei den Regenerationsstadien konnte ich nur eine Art von Cutisdrüsen nachweisen; es bleiben allerdings einige derselben in der Entwickelung sehr zurück und sind deshalb kleiner, wie die anderen, aber ich denke mir, dass hier dieselben Verhältnisse vorherrschen werden, wie im normalen Schwanzende; dass eben die kleineren Drüsen dann zur vollen Ausbildung gelangen, wenn die älteren sich erschöpft haben und einer Resorption anheim fallen. Was die Hautsinnesorgane von Pleurodeles anlangt, so sehen wir jedoch in dem unteren Theile der Epidermis mehrere Zellen sich zusammenballen, ohne dass irgend eine Einstülpung in die Cutis bemerkbar wäre. Von diesen Zellen werden die äusseren zu den Mantelzellen, indem sie sehr bald sich strecken und ausserordentlich schlank werden, während die Kerne sich stets am Grunde befinden; die mittleren Zellen dagegen verändern sich derartig, dass die Kerne sich bedeutend vergrössern und bald den ganzen Raum der Zelle einnehmen, das Protoplasma der mittleren Zellen ist fast gänzlich geschwunden, dagegen sehen wir feine Ausläufer von diesen Zellen nach oben gehen und aus der Oeffnung herausragen, welche sehr bald an der freien Seite entsteht. Den Zutritt von Nerven zu den Hautsinnesorganen konnte ich leider bei der Regeneration nicht beobachten; es müssen jedoch unbedingt feinste Nervenästchen an diese mittleren Zellen herantreten, denn nur diese können als Träger einer Sinnesfunction angesehen werden; nicht aber die Mantelzellen, welchen höchstens eine schützende Function zukommt. Diese feinsten Nervenästchen sind deshalb so schwer nachzuweisen, weil eine ausserordentliche Ansammlung von Pigmentzellen die Beobachtung sehr erschwert. Auch die Mantelzellen sind an ihrem oberen Ende mit kleinen Fortsätzen und Knöpfchen versehen, wie dies von *Leydig* in seinen neueren Untersuchungen

über die Sinnesorgane der Fische weitläufig dargestellt ist. Das Hinzutreten grösserer Nervenäste muss ich hier entschieden in Abrede stellen; dagegen ist auffallend, wie ich es schon bei den normalen Sinnesorganen beschrieben habe, dass stets auch unterhalb des normalen Sinnesorganes eine ziemlich grosse Blutgefässschlinge zu bemerken ist. Bei Pleurodeles habe ich nur ältere Stadien der Regeneration von Hautsinnesorganen zu Gesicht bekommen, und ein solches, fast vollständig ausgebildetes Organ in Tafel I, Fig. 4 abgebildet. Wenn man an der ganzen Anordnung der Epidermiszellen, der Mantelzellen und der inneren birnförmigen Zellen auch noch Anklänge an embryonale Verhältnisse findet, so ist doch im Allgemeinen der Typus des Hautsinnesorganes hier schon so deutlich ausgedrückt, dass er von dem von mir in meiner Pleurodelesarbeit abgebildeten Hautsinnesorgan kaum unterschieden werden kann. Auch bei Larven von Tritonen habe ich die Regeneration von Hautdrüsen und Hautsinnesorganen genau verfolgen können. Es ist dies um so leichter, als sich auf einer einzigen Längsschnittserie durch einen etwa 8 Tage alten regenerirten Schwanz von Triton taeniatus oder cristatus sämmtliche Stadien auf's Schönste verfolgen lassen. Bei einer 23 mm langen Larve von Triton taeniatus finden wir am 12. Regenerationstage, dass der Schwanz wiederum fast vollständig die normale Länge erreicht hat. Die Epidermis ist am hinteren Theile etwas kolbenartig vorgewölbt, und besteht aus 2 Zelllagen, von denen die obere bestimmt ist, zur Hornschicht zu werden, während aus der unteren sehr bald durch Umwandlung die *Leydig*'schen Zellen der Epidermis hervorgehen. Diese *Leydig*'schen Zellen sieht man schon in sehr kurzer Entfernung vom Schwanzende auftreten. Inzwischen vermehrt sich die Schichtung der Epidermis nach vorn zu, wir haben es sehr bald mit 3, dann mit 4 Lagen von Zellen zu thun, und nun beginnt auch die Organoblastenbildung, indem sich die Zellen zusammenballen und zum Theil in die Cutis eindringen. Das jüngste Hautsinnesorgan, welches ich als solches unterscheiden konnte, fand ich im Abstand von 0,8 mm vom Schwanzende. In demselben haben sich die Zellen in eigenthümlicher Weise gruppirt, so dass man bereits den Unterschied zwischen den Mantelzellen und den inneren Zellen erkennen kann. Die Mantelzellen bestehen in 2 Lagen; die untere derselben hat längliche Kerne, während sie in der oberen, darüberliegenden rundlich sind. Alle Zellen sind länglich und erstrecken sich von der Basis der Epidermis, die hier etwa 4 Lagen aufzuweisen hat, bis zur Aussenseite. Zu den späteren centralen oder Nervenzellen umgewandelt sehe ich mit Deutlichkeit nur zwei, aber diese haben im Gegensatz zu den Mantelzellen eine grössere Aehnlichkeit mit den Epidermiszellen bewahrt. Schon in diesem jungen Stadium, in welchem auf dem Längsschnitt 8 untere und 7 obere Kerne von Mantelzellen zu erkennen sind, scheint eine Bildung von Cuticularsubstanz an der Oberfläche der Mantelzellen vor sich gegangen zu sein, da der obere Theil derselben stärker lichtbrechend wirkt, als der übrige. Auffallend ist, dass in der Umgebung dieses Sinnesorganes die Ansammlung von gewöhnlichen Epidermiszellen eine bedeutende zu nennen ist; auch fehlt bereits hier die Capillarschlinge nicht. Die weitere Ausbildung, sowohl der Hautsinnesorgane, wie der Hautdrüsen geht nach dem vorher beschriebenen Typus vor sich.

Bei Proteus sind die hier besprochenen Verhältnisse insofern etwas abweichend, als wir hier erst in späteren Regenerationsstadien die Hautdrüsen und Hautsinnesorgane in Bildung begriffen vorfinden. Beim vollständig regenerirten Schwanz, der etwa 1 cm lang abgeschnitten war, finden sich in der Entfernung von 3 mm vor dem Schwanzende noch keine Organoblasten, dagegen trifft man dieselben ausserordentlich häufig an der Uebergangsstelle vom regenerirten zum unverletzten Theile und zwar kann man hier ebenfalls fast alle Stadien an einem günstig geführten Schnitt

beobachten. Es finden sich nämlich die Organoblasten in dem Flossensaum in bedeutender Anzahl vor, während sie in der Mitte des Körpers bereits alle zu Drüsen oder Hautsinnesorganen umgebildet sind. Bei Proteus wäre es nun noch schwieriger, wie bei Triton oder den Tritonenlarven, von vornherein zu sagen, was aus einer solchen Zellanhäufung werden wird: ob eine Hautdrüse, oder ein Hautsinnesorgan entsteht, wenn wir nicht durch *Bugnion* und *Malbranc* über die genaue Vertheilung der Hautsinnesorgane unterrichtet wären. Diese beiden Forscher wiesen nach, dass die Hautsinnesorgane nur in ganz bestimmten Linien auf dem Körper angeordnet sind und so kann man, wenn man diesen Linien folgt, fast mit Gewissheit behaupten, dass dieser oder jener Organoblast nicht zu einer Cutisdrüse, sondern zu einem Hautsinnesorgan werden muss. Ursprünglich sind die Anlagen einander so vollkommen ähnlich, dass eine Trennung nicht möglich ist. Später jedoch lässt sich die Anlage der beiden Organe schon dadurch ziemlich deutlich unterscheiden, dass man bei den Hautsinnesorganen sehr bald im Stande ist, eine Gruppirung von mittleren birnförmigen und äusseren Mantelzellen zu erkennen. In Fig. 14 Taf. III scheinen mir zweifellos die mit S. und S_1 bezeichneten Centren die Anlagen von Sinnesorganen zu sein, von denen S_1 die ältere repräsentirt während das mit Dr. bezeichnete Organoblast wohl die erste Anlage einer Drüse repräsentiren dürfte. Besonders instructiv wird die Vergleichung mit der normalen Entwickelung auch in diesem Falle sein, weshalb ich ein noch nicht vollkommen ausgebildetes Sinnesorgan eines normalen Schwanzes in Taf. III. Fig. 13 mit aufgenommen habe. Aus dieser Vergleichung wird hervorgehen, dass das mit S_1 bezeichnete Organ wohl schon mit Sicherheit als Hautsinnesorgan zu bezeichnen ist, während man bei dem anderen immerhin noch zweifelhaft sein könnte, wenn es nicht in dem Bereiche der Vaguslinie läge.

Niemals konnte ich beobachten, weder bei Pleurodeles, noch bei Proteus, noch bei den Tritonenlarven, dass die vollständig regenerirten Sinnesorgane nun etwa durch Theilung sich vermehrten; ich vermuthe vielmehr, dass dieser Vorgang, der von *Malbranc* ja besonders hervorgehoben wurde, sich nur an denjenigen Theilen des Thieres vollzieht, welche mit Sinnesorganen mehr bedeckt sind, als die hier in Frage kommenden; also z. B. am Kopf, oder am Ursprung der Seitenlinien.

Ueber die physiologische Function dieser eigenthümlichen Sinnesorgane will ich zum Schluss nur wenige Worte hinzufügen. Uebergangssinnesorgane sind es wohl auf jeden Fall, denn es lassen sich zwischen ihnen und den Geschmacksbechern, welche sich am Rande des Mundes, und im Munde selbst vorfinden, keine irgendwie erheblichen Unterscheidungsmerkmale auffinden; ja es sind selbst in der Nasenhöhle einzelner Urodelen, wie dies z. B. von meinem Schüler *Blaue* [1]) nachgewiesen wurde, bei Proteus, ferner bei verschiedenen Fischen, Organe aufgefunden worden, welche mit den Hautsinnesorganen in der typischsten Weise übereinstimmen. Es werden also diese Organe nicht nur als allgemeine Empfindungsorgane aufzufassen sein, sondern es wird ihnen höchst wahrscheinlich auch eine Function zukommen, welche unserem Geschmacks- und Geruchssinn ungefähr entsprechen könnte. Die Innervation thut hierbei nichts zur Sache; denn wenn auch diese Sinnesorgane, wie bisher angenommen wird, von Verzweigungen des Vagus innervirt werden, und eventuell sogar von Spinalnerven, so hat doch *Semper* nachgewiesen, dass die Rückenaugen der Onchidien, die doch

[1]) *J. Blaue*: Zool. Anzeiger 1882. S. 657. Ueber den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien.

gewiss als Sehorgane aufgefasst werden müssen, ebenfalls ihre Innervation nicht von einem Nerven des oberen Schlundganglions, sondern vom Visceralganglion erhalten [1]). Die Gefässschlinge, welche sich stets unterhalb des Sinnesorgans vorfindet, brachte mich auf den Gedanken, dass wir es hier nicht nur mit einem Sinnesorgan zu thun haben, sondern mit einem Organ, welches eventuell auch die Regulirung des Wassergehaltes im Körper der wasserlebenden Thiere zu versehen hat. Sehr bemerkenswerth ist dabei der Umstand, dass diese Organe überhaupt nur, wie aus allen Beobachtungen hervorgeht, bei im Wasser lebenden Thieren vorkommen.

[1]) *C. Semper*: Ueber Seborgane vom Typus der Wirbelthieraugen auf dem Rücken von Schnecken. Wiesbaden 1877. pag. 30: Die Kopfaugennerven entspringen wie gewöhnlich vom sogenannten Cerebralganglion; die Rückenaugennerven sind aber nichts weiter, als Anhängsel der Pallialnerven, welche mit 3 getrennten Wurzeln jederseits vom sogenannten Visceralganglion ausgehen.

4. Das Skeletsystem.

Es würde mich viel zu weit führen, wollte ich auf alle über das normale Skeletsystem der Amphibien und Reptilien erschienenen Arbeiten eingehen; es ist ja die Aufgabe der vergleichenden Anatomie, diese Arbeiten zu sichten und das bleibende herauszuheben, und somit können wir uns ruhig darauf beschränken, neben den neueren Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie, unter denen das von *Wiedersheim* wohl das hervorragendste ist, nur die hauptsächlichsten Arbeiten in Betracht zu ziehen, in denen besonders von denjenigen Theilen die Rede ist, welche reproductionsfähig sind. Diese Reproductionsfähigkeit des Skeletes erstreckt sich nun allerdings bei den Tritonen und namentlich bei den Larven derselben so ausserordentlich weit, dass eigentlich jeder Theil des Skeletsystemes regenerirt werden kann, dass demnach also dennoch das ganze Skeletsystem in Betracht käme. Da das aber die Ausdehnung der Arbeit unendlich vergrössern würde, und sich meine Beobachtungen nur auf die Regeneration des Schwanzskeletes und der Extremitäten beziehen, so werde ich also nur Gelegenheit haben die einschlägigen Arbeiten von *Gegenbaur*, *Leydig*, *Wiedersheim*, *Götte*, *Philippeaux*, *Claus*, *Strasser* und einigen Anderen zu citiren; abgesehen natürlich von denjenigen Aufsätzen, in denen sich Untersuchungen oder Andeutungen über Regenerationsverhältnisse vorfinden.

Die normale Wirbelsäule der Reptilien ist besonders von *Gegenbaur* und *Leydig* genau untersucht worden. Ich habe die betreffenden Arbeiten bereits im ersten Theil weitläufig besprochen und namentlich erwähnt, dass *Leydig* vor Allem aufmerksam macht auf die Quertheilung der Wirbel des Eidechsenschwanzes. Vorher hatte allerdings *Brühl* [1]) auf diese interessanten Verhältnisse aufmerksam gemacht, ohne zu wissen, dass bereits *Cuvier* an derselben Stelle, an welcher er über die Regeneration der Schwanzwirbelsäule der Eidechsen sich verbreitet, auch die normale Quertheilung derselben genau bespricht; aber *Leydig* gebührt unbedingt das Verdienst, zuerst nachgewiesen zu haben, dass gerade in der Gegend des 7. Caudalwirbels, an welchem die Quertheilung beginnt, naturgemäss der locus minoris resistentiae zu suchen ist, und er führt uns so unwillkürlich darauf

[1]) Sitzungsber. d. Wiener Academie. 1853 Bd. XI. pag. 318.

hin, in dieser Quertheilung der Schwanzwirbel bereits eine eigenthümliche Anpassung an die Regenerationserscheinungen zu suchen. In wie fern die Schwanzwirbel der Ascalaboten in ähnlicher Weise schon Verhältnisse zeigen, welche ebenfalls eine diesbezügliche Auffassung rechtfertigen können, lehrt uns *Gegenbaur* in seinem mehrfach citirten grossen Werke [1]) kennen. Auch bei den Ascalaboten findet sich, wie schon *Hyrtl* nachwies, die normale Quertheilung der Schwanzwirbel vor. „Diese Uebereinstimmung mit anderen Reptilien scheint jedoch weder auf den Bau der Wirbelkörper, noch auch auf die Verbindungsweise derselben sich auszudehnen, und es lehrt schon die einfache Zergliederung der Wirbelsäule, dass die einzelnen Wirbel nicht durch Gelenke unter einander verbunden sind. Jeder Wirbelkörper besteht aus einer äusseren Knochenscheide, die aus continuirlichen Lamellen von Faserknochen zusammengesetzt ist, und bildet so einen Doppelkegel, der in der Mitte von Markkanälen durchsetzt ist. Der Intervertebralknorpel ist ausserordentlich stark entwickelt, speciell bei Platydactylus; im Schwanz von Phyllodactylus ist die Chorda sogar von einer ansehnlichen Lage von Knorpel umgeben. Bei Phyllodactylus meint *Gegenbaur*, müsste ein ganzes, continuirliches Rohr um die Chorda gebildet werden, aus dem sich die knöchernen Wirbel differenciren. Die Chorda muss ein ansehnliches intervertebrales Wachsthum besitzen, denn sie hat, abgesehen von der ausserordentlichen Verlängerung, die sie mit dem Längswachsthum der gesammten Wirbelsäule eingehen muss, einen intervertebralen Querdurchmesser, der gerade um das Doppelte so gross ist, als der vertebrale, an dem die ursprüngliche Dicke der Chorda erhalten bleibt.“ Aus alle diesen von *Gegenbaur* ausführlich dargestellten Verhältnissen geht hervor, dass bei den Ascalaboten eine total verschiedene Wachsthumsrichtung, und in Folge dessen eine bedeutende Abweichung von den übrigen Reptilien stattfindet.

Die Thatsachen, wie sie *Gegenbaur* beschreibt, sind für die Regeneration von äusserster Wichtigkeit. Wenn wir ein regenerirtes Rückenmarksrohr einer Lacertide oder eines Ascalaboten betrachten, so werden wir da zum Theil ähnlichen Verhältnissen begegnen, wie sie von *Gegenbaur* von der normalen Wirbelsäule der Ascalaboten dargestellt wurden. Es wird die Aehnlichkeit sofort in die Augen fallen, wenn ich zur Besprechung des regenerirten Schwanzes übergehe, doch will ich vorauf schicken, dass es sich hier nur um Analogieen, nicht um Homologieen handelt. Ueber das äusserste Schwanzende der Wirbelsäule der Reptilien besitzen wir leider fast gar keine Mittheilung; ich habe im zool. Anzeiger vom Jahre 1880, pag. 12 nur ausgesprochen, dass der bei den Amphibien so leicht nachweisbare Knorpelstab auch „sehr klein, aber nachweisbar, bei Lacerta“ sich vorfände. *Braun* [2]) hat mir darauf erwidert: „Nach einer Andeutung von *Fraisse* kommt dies auch bei Lacerta vor (Zool. Anz. III. Jahrg. No. 46) doch ist dieser Knorpelstab sehr kurz; vielleicht liegt jedoch hier eine Verwechselung mit dem hintersten, auf embryonalem Typus stehen bleibenden Chordaende vor.“ Ich kann jedoch nicht umhin, noch heute meine Ansicht in betreff der Lacertiden wenigstens aufrecht zu erhalten, denn es findet sich namentlich bei Lacerta muralis, die sich ja bekanntlich durch die

[1]) *Gegenbaur:* Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Jena 1862.

[2]) *Braun:* Aus der Entwickelungsgeschichte der Papageien. Verhandlungen d. Würzb. physical.-medicin. Gesellsch. B. XV. pag. 175.

ausserordentliche Länge ihres Schwanzes auszeichnet, ein deutlich nachweisbares knorpeliges Ende der Wirbelsäule. Bei den Ascalaboten dagegen sind die Wirbel bis zum letzten stark verknöchert und von einer Knorpelkappe ist nicht die Spur zu erkennen.

Nehmen wir als Beispiel für die Amphibien wiederum aus der grossen Menge der Arten ein Thier heraus, an dem ich hauptsächlich experimentiren konnte, so finden wir, dass die Schwanzwirbel bei Pleurodeles je nach ihrer Lage eine recht verschiedene Form haben. „Man kann, ohne eine scharfe Grenze ziehen zu wollen, sie am besten in der Weise beschreiben, dass man den ganzen Schwanz in 3 Theile theilt, und nun die Wirbel derselben mit einander vergleicht. Wie die Wirbel anderer Urodelen sind sie opistocoel, wenn auch gleich zu besprechende Abweichungen hiervon vorkommen können, langgestreckt und in der Mitte, besonders im vorderen Drittel durch querhindurchgehende Markräume getheilt. Betrachten wir zuerst diejenigen Wirbel, welche am Ende des vorderen und am Anfang des mittleren Drittels vorkommen und von denen ich einige im sagittalen Längsschnitt auf Taf. XV. Fig. 3 [1]) dargestellt habe. Am meisten fällt hierbei auf, dass die von einem 14 cm langen Thier genommenen Wirbel nur wenig verknöchert und dass die Gelenke sehr schwach ausgebildet sind. Man findet statt dessen, dass das vordere und hintere Ende eines Wirbelkörpers aus grosszelligem schönen Hyalinknorpel besteht, während die Mitte ein ziemlich bedeutender Markraum einnimmt. Umgeben sind diese Bildungen von einer dünnen Lamelle bindegewebigen Faserknochens, der nach Aussen die verschiedensten unregelmässigen Auswüchse und Vorsprünge bilden kann, die sich meistens an den Seiten befinden, auf Fig. 3 also nicht wahrgenommen werden können. Der aus senkrechten, dicht gedrängten Knorpelzellen bestehende Intervertebralknorpel hat sich noch nicht durch Bildung einer Gelenkhöhle zu einem Gelenk differencirt, nur am allervordersten Ende der Schwanzwirbelsäule treffen wir Verbindungen durch Gelenkpfanne und Gelenkkopf.

Hinter dem Intervertebralknorpel liegt in jedem Wirbelkörper ein 0,15 mm breiter Chordarest, dessen blasige Zellen stark comprimirt zu sein scheinen. Der Chordarest liegt in der Mitte des hyalinen Knorpels, ist birnförmig von Gestalt, so dass die breitere Basis nach vorne steht und nach hinten in einen langen Stiel ausgeht, welcher von dem Ueberrest der die Chorda auch jetzt noch umgebenden Scheide herrührt.

Eine Verbindung der einzelnen Chordareste untereinander ist hier nicht mehr wahrzunehmen.

Die Markräume nehmen etwa die Hälfte der Wirbelkörper ein und zwar die beiden mittleren Viertheile. Sie sind erfüllt von einem grossmaschigen lockeren Gewebe, das ungemein fettreich ist und von kleineren Blutgefässen durchzogen wird.

Gegen den Knorpel sind die Markräume scharf abgesetzt, es entstehen dort ausgezackte Ränder, an denen der Knorpel mitunter verkalkt. Nach aussen sind sie nur begrenzt von der dünnen Knochenlage; es findet sich also auch hier der locus minoris resistentiae des Wirbelkörpers, was für die Regeneration von grosser Wichtigkeit ist.

Der Durchmesser der Wirbelkörper am Intervertebralknorpel beträgt ca. 1—1,5 mm: an der dünnsten Stelle des Markraumes etwa 0,17 mm. Der Faserknochen ist 0,044 mm breit.

[1]) cf. Pleurodeles l. c.

Ueber die Wirbel läuft, ihren Einsenkungen und Erhöhungen wellenförmig folgend, das Rückenmark, umgeben von den oberen oder Neuralbögen, welche ebenfalls stark verknöchert, in der Mitte einen Markraum besitzen. Fig. 3. N. B.

Unter den Wirbelkörpern liegt erst die Arteria caudalis mit engem Lumen und stark muskulöser Wandung und dann die Vena caudalis, welche dünnwandig und sehr weit ist und von braunem Pigment völlig eingehüllt wird.

Senkrecht unter dem Intervertebralknorpel zeigen sich dann Querschnitte der unteren oder Haemalbögen, die ebenfalls in der Mitte einen Markraum haben. Fig. 3. HB.

Die einzelnen Bögen sind durch Muskelbündel mit einander verbunden.

Am Ende des zweiten Drittels nehmen die Wirbel schon eine etwas andere Gestalt an.

Der birnförmige Chordarest liegt wenigstens zur Hälfte mitten im Intervertebralknorpel, unterbricht diesen somit und hängt durch die Chordascheide mit dem Chordarest des nächstfolgenden Wirbels zusammen. (Taf. XV. Fig. 4. Ch. S.) Von Markräumen ist hier keine Spur mehr wahrzunehmen; die Stelle, an der sie sich bei den vorderen Wirbeln finden, wird durch Knorpel ausgefüllt, welcher innerhalb der weiten Chordascheide liegt und von *Gegenbaur* Chordaknorpel genannt wurde.

An den Intervertebralstellen ist die knöcherne Bekleidung der Wirbel an den Seiten durchbrochen, so dass auf Fig. 4, an den Stellen, die mit Iv L bezeichnet sind, ein Gewebe dafür eintritt, welches *Gegenbaur* als Intervertebralligament bezeichnete und das sich continuirlich in den Intervertebralknorpel und durch diesen in den Knorpel der Wirbelkörper übersetzt. Wo man dies Gewebe noch als Bindegewebe und wo man es schon als Knorpel bezeichnen kann, ist nicht deutlich anzugeben da der aus ihm entstehende Intervertebralknorpel auch nur sehr wenig Zwischensubstanz enthält.

Die hier dargestellten Verhältnisse erinnern sehr an diejenigen, welche durch *Gegenbaur*[1]) von einem jungen Triton cristatus beschrieben und abgebildet wurden, nur mit dem Unterschiede, dass der vertebrale Chordarest hier vollständig verknorpelt ist und nur der intervertebrale bestehen bleibt; dies geschieht in der Weise, dass der birnförmige Theil mit breiter Basis im vorderen, der spitz zulaufende dagegen im nächstfolgenden Wirbel liegt. Denkt man sich den in der gleich darauffolgenden Erweiterung der Chordascheide gelegenen Theil des Chordaknorpels noch als echte Chorda, und nur den an der schmalsten Stelle befindlichen Theil verknorpelt, so hat man das von *Gegenbaur* dargestellte Bild.

Die von dem den Wirbelkörper umgebenden Faserknochen abgehenden zahlreichen Vorsprünge und Fortsätze mit theilweise grossen Markkanälen und Markräumen erinnern an die bei Siredon vorkommenden gleichen Gebilde.

Aus diesen auf einem horizontalen Längsschnitte abgebildeten Verhältnissen die Gestalt der vorhergehenden Wirbel abzuleiten, hält nicht schwer, denn man braucht nur anzunehmen, dass der immer mehr zunehmende Chordaknorpel die Chorda bis über den Intervertebralknorpel hinaus verdrängt und dass dieser dann selbst degenerirt und die von ihm eingenommene Stelle zu

[1]) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.

einem Markraum wird, während der Knorpel des Wirbelkörpers am hinteren Ende zu einer bedeutenden Mächtigkeit gelangt.

Diese Wirbel gehen gegen das Schwanzende allmählich in noch anders gestaltete über, welche ich in Figur 5 abgebildet habe.

Sie sind hier noch ganz knorpelig, nur umgeben von einer festen bindegewebigen Membran. Der grössere 0,15 mm im Querdurchmesser haltende Chordarest liegt intervertebral, ein kleinerer rautenförmiger vertebral; der letztere ist umgeben von Chordaknorpel. —

Die Wirbel werden naturgemäss immer schmäler und endigen zuletzt in einen Knorpelstab von sehr verschiedener Länge, in welchem sich keine Spur von Chorda mehr erkennen lässt.

Den längsten, welchen ich beobachtete, habe ich in Fig. 5 abgebildet und mit K. St. bezeichnet: er misst 3,5 mm. Es finden sich anfangs noch einzelne Segmente in ihm deutlich ausgeprägt, gegen das Ende zu verliert sich dies vollständig. Mit der Chorda hängt dies Gebilde durchaus nicht zusammen, denn es sitzt dem letzten Chordarest, der mit spitz zulaufender Chordascheide endigt, kappenartig auf.

Schon *Heinrich Müller* [1]) kannte diese Thatsache bei den Tritonen, *Flesch* [2]) kam neuerdings auf diesen interessanten Punkt zurück.

Der Knorpelstock geht am äussersten Schwanzende (Tafel XV Figur 7) allmählich in ein zelliges Blastem ohne Grundsubstanz über, welches vielfach die von *Strasser* als dunkle prochondrale Elemente bezeichneten Gebilde erkennen lässt.

Was die Bilder anbelangt, welche man auf Querschnitten durch die Wirbelsäule erhält, so sind diese natürlich ebenfalls von einander verschieden, je nach der Region, durch welche der Schnitt geführt wurde.

Stets ist die knorpelige Consistenz des Wirbelkörpers sehr in die Augen springend: in Fig. 1 und 2 habe ich solche Schnitte abgebildet, welche in Fig. 4 durch Striche markirt sind.

Ueber die Wirbelkörper etwas Weiteres hinzuzufügen, dürfte überflüssig sein; die Fortsätze, welche sich an ihnen finden, mögen jedoch kurz besprochen werden.

Am oberen Bogen, der sich continuirlich aus dem Faserknochen des Wirbelkörpers fortsetzt, finden sich ein oberer Dornfortsatz und zwei seitliche Fortsätze in den Vertebralstellen.

In Fig. 1, die einen Schnitt durch eine Intervertebralstelle darstellt, ist der obere Theil des Neuralbogens bedeutend verdickt, mit einem Markraum versehen und mit den Anfängen des nächstfolgenden Bogens durch Gelenke verbunden.

Der Wirbelkörper besitzt Querfortsätze.

Die unteren Bögen ähneln in jeder Beziehung den oberen, nur sind sie etwas kleiner. —

Fig. 6 stellt einen senkrechten Querschnitt durch das letzte Ende des Schwanzes dar. Der Wirbelkörper ist noch vollständig knorpelig, ohne eine Spur von Chorda zu zeigen und ebenso die beiden Bögen. Umgeben sind alle Knorpelcentren von einer mit länglichen Zellen durchsetzten bindegewebigen Schicht. Betrachtet man mehrere Schnitte einer Schnittserie hintereinander, so sieht

---

[1]) Ueber die Regeneration der Wirbelsäule und des Rückenmarkes bei Tritonen und Eidechsen. pag. 21 Frankfurt a. M. 1864.

[2]) *Flesch*, Sitzungsberichte der physikal.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. 1. Juni 1878.

man deutlich den Zusammenhang der Bögen mit dem Wirbelkörper — ein ebenfalls wichtiger Befund, da man bisher nach *Götte* annahm, die Bögen stammten von der Chordascheide ab.

Wir haben aber eben gesehen, dass Wirbelkörper und Bögen auch ohne Chorda entstehen können — eine Thatsache, deren Tragweite noch nicht abzusehen ist."

Beginnen wir bei der Betrachtung der Regenerationserscheinungen der Wirbelsäule mit der Besprechung desjenigen Gebildes, welches überall als der Vorläufer der knöchernen Wirbelkörper angesehen wird, mit der Chorda. Die Chorda entsteht, wie wir jetzt durch die neueren Untersuchungen bewährter Embryologen wissen, bei niederen Wirbelthieren allgemein aus dem Entoderm. Namentlich bei den hier in Frage kommenden Thieren, den Amphibien und Reptilien ist wol die bisher streitige Frage zu Gunsten der eben dargestellten Ansicht entschieden. Auf die Structur der normalen Chorda kann ich hier natürlicherweise nicht weiter eingehen; ich muss nur erwähnen, dass ich ein Chordaepithel als überall vorhanden ansehe, und dass ich gerade dieses Chordaepithel, welches der inneren Chordascheide dicht anliegt und aus platten Zellen besteht, als dasjenige Element betrachte, aus welchem sich die Chordazellen beim normalen Wachsthum hervorbilden. Es sind diese Epithelzellen allerdings mitunter nicht gerade sehr deutlich, so dass man sie leicht übersehen kann. Die Chordazellen sind schon in jungen Stadien derartig modificirt, dass eine Proliferation derselben nicht mehr angenommen werden kann, denn wo einmal in den Zellen eine so bedeutende Metamorphose des Protoplasmas stattgefunden hat, wie hier, in Zellwasser, wird niemals die Zelle selbst noch im Stande sein, sich weiter zu theilen. So finden wir denn auch am Schwanzende stets einen kleinen embryonalen Rest von protoplasmareichen Zellen der eigentlichen Chorda aufsitzen, aber dennoch mit ihr zusammenhängen, nicht etwa getrennt von ihr, wie der bereits erwähnte, morphologisch vollständig verschiedene Knorpelstab. Diese Chordaenden sind ausführlich beschrieben worden von *Braun, Kupffer* und anderen, und ich kann deshalb hierüber wol hinweggehen, da sie bei der Regeneration keine Rolle zu spielen scheinen.

Die Chorda regenerirt sich überhaupt nur bei den Anuren, und zwar bei den Larven derselben; auch bei den jüngsten Urodelenlarven, die ich zu diesem Zwecke amputirte, konnte ich niemals eine Regeneration der Chorda constatiren. Allerdings sitzt bei diesen kleinen Larven, die eine Grösse von 6—10 mm haben, der neugebildete axiale Stab nicht so kappenartig den letzten Chordazellen, die unverletzt geblieben sind, auf, wie das bei den älteren Larven und den erwachsenen Thieren der Fall ist, sondern es scheint sogar mitunter, als ob die Elemente der Chordazellen direct in den regenerirten Knorpelstab übergingen. Ich konnte jedoch niemals beobachten, dass die hintersten unverletzten Chordazellen sich in irgend einer Weise modificirten oder gar zu embryonalen Zellen sich umwandelten, vielmehr ging eine lebhafte Proliferation von den seitlichen, die Chorda umgebenden Geweben aus, also von dem skeletogenen Gewebe, aus dem auch die regenerirte Wirbelsäule der älteren Thiere entsteht.

Aus der grossen Menge von Versuchsobjecten unter den Amphibien will ich vor allen Dingen wieder einmal den Pleurodeles hervorheben, bei dem ich die Regeneration um so genauer verfolgen konnte, als ich mich ja auch eingehender mit dem Studium des normalen Thieres beschäftigt hatte. Ausserdem sind, wie bereits mehrfach erwähnt, die Gewebselemente dieses Molches besonders gross und deutlich, so dass hierdurch die Untersuchung wesentlich erleichtert wird. Alle meine Exemplare wurden im Wasser gehalten, welches sie während der Regeneration nicht verliessen; alle waren sie wohlgenährt und frassen begierig Würmer und klein geschnittene Muscheln. Von

den verschiedensten Regenerationsstadien habe ich mir nun Schnittserien angefertigt, und zwar sagittale und frontale Längsschnitte, sowie auch Querschnitte. Am instructivsten sind unbedingt die Sagittalschnitte, aber auch am schwierigsten anzufertigen, da man selten im Stande sein wird, den betreffenden Theil so auf dem Mikrotom zu befestigen, dass die Medianlinie des Thieres getroffen wird; denn es kommt ja eigentlich nur auf einen einzigen, richtig geführten Medianschnitt an Später sind deshalb zum Vergleich stets die anderen Schnittserien heranzuziehen, und so habe ich vor allen Dingen einmal Querschnittserien zu diesem Zweeke benutzt. Bei einem 5 Monate alten regenerirten Schwanze von Pleurodeles ist die Uebergangsstelle des normalen in den regenerirten Theil besonders interessant. Es beginnt die erste Andeutung des neugebildeten Wirbelsystemes in der Mitte von Knochenlamellen, in denen sich noch die alten Markräume befinden. Die Knorpelanlage geht dann unmittelbar vom alten Wirbelkörper aus, und zwar setzen sich segmentweise an die neugebildeten knorpeligen Wirbel Haemal- oder Neuralbögen an, in welche die Knorpelmasse des Wirbelkörpers direct übergeht. Ringsherum hat sich bereits in ähnlicher Weise, wie beim normalen Thier, nur bedeutend unregelmässiger, Faserknochen gebildet, welcher sowohl die Bögen, wie den Wirbelkörper überzieht. Die Bögen setzen sich an den Intervertebralstellen an; in Fig. 11, Tafel II, habe ich einen Querschnitt durch eine derartige Intervertebralstelle, in Fig. 12 einen Querschnitt durch die Vertebralstelle abgebildet. Figur 5 zeigt einen Frontalschnitt durch den Uebergang des normalen in den regenerirten Theil; die Schnittfläche ist mit SF bezeichnet, und von hier aus setzt sich nach links der neugebildete Knorpel an das alte Skeletsystem an. Der letzte Chordarest befindet sich dicht vor der Schnittfläche. Man sieht nun, dass von dem Intervertebralknorpel aus bereits eine Differenzirung von Spindelzellknorpel nach dem neugebildeten Theile sich hinzieht. Der Spindelzellknorpel umfasst kalbkreisförmig den älteren Knorpel und läuft dann, was auf dem Bilde nicht mehr zu sehen ist, in ein axiales Blastem aus. Bei den jüngsten Regenerationsstadien sieht man stets, mag der Schnitt nun durch eine Vertebral- oder Intervertebralstelle geführt sein, zuerst gewisse Veränderungen an dem Knorpel auftreten. Vor allen Dingen werden ja einmal eine ganze Anzahl von Knorpelkapseln geöffnet und deren Zellen verletzt, so dass sie zum Theil zu Grunde gehen müssen. Andernfalls wird aber eine Knorpelzelle, welche nicht direct vom Schnitt getroffen ist, sondern nur in der Nähe der Schnittfläche gelegen ist, nun durch den Reiz der Verwundung zur Proliferation getrieben; sie wird sich theilen und so bald eine bedeutende Anzahl von embryonalen Knorpelzellen am Rande des unverletzten Knorpels entstehen. Ob noch besondere Resorptionserscheinungen, wie wohl zu vermuthen wäre, stattfinden, ist schwer nachzuweisen, da diese sich ja der directen Beobachtung entziehen, und man nur aus Analogieschlüssen solche folgern kann. Ich glaube wohl, dass einzelne Knochenspitzen resorbirt, oder wenigstens abgerundet werden, da man niemals am vollständig regenerirten Schwanze im Stande ist, scharfe Kanten und Ecken an den Knochen, welche die alte Schnittfläche berühren, nachzuweisen; aber es scheint mir, wenn wir nach der Herkunft der neuen Knorpelzellen forschen, als ob ein Theil dieser Knorpelzellen wirklich aus den alten, embryonal gewordenen und aus ihren Kapseln befreiten Zellen hervorginge. Doch ist das Wachsthum des regenerirten Schwanzes ein so intensives, dass auch bei der schnellsten Vermehrung diese Zellen nicht im Stande sein würden, allein den Vorläufer des regenerirten Skeletes, den Knorpelstab zu bilden; wir sehen vielmehr an einzelnen Exemplaren, denen ein grosses Stück des Schwanzes, ca. 5 cm, amputirt war, dass das Knorpelgewebe, welches man wirklich direct als solches bezeichnen kann, sehr bald aufhört, und dass an dessen Stelle ein embryonales Blastem

tritt, dass demjenigen ganz gleich ist, welches am Ende des normalen Schwanzes die Spitze der Wirbelsäule bildet. Das Wachsthum des axialen Blastemes hält nicht genau gleichen Schritt mit der Entwickelung der übrigen Bindesubstanzen und der Epidermis, vielmehr finde ich oftmals das Ende des regenerirten Schwanzes angefüllt von einem ganz gleichmässigen embryonalen Bindegewebe, welches sich an den axialen Stab ansetzt, und ohne besondere Grenzen in die Gewebeschichten übergeht, aus denen später die Cutis mit ihren Gefässen u. s. w. sich hervorbildet. Was die Umwandlung des Knorpelstabes zu echten Wirbeln anbelangt, so geht dieselbe zuerst in ähnlicher Weise vor sich, wie das vom Ende des normalen Schwanzes bereits beschrieben ist. Später tritt dann die Bildung von Bögen auf, die mit dem axialen Blastem zusammenhängen, und hierauf folgt eine von aussen nach innen fortschreitende Verknöcherung.

Auch bei Siredon pisciformis finden ganz ähnliche Verhältnisse bei der Regeneration der Wirbelsäule statt. Ich verweise auf meine Abbildung Fig. 4 Taf. II, in welcher eine regenerirte Wirbelsäule dargestellt ist; hier haben sich bereits 8 oder 9 deutlich abgegrenzte Wirbel differencirt, während das Ende wiederum in das ungegliederte Knorpelblastem ausläuft. An diesem medianen Sagittalschnitt sieht man den letzten Chordarest (Ch) vor dem ersten regenerirten Wirbel liegen, der mit Kst bezeichnet ist. Betrachten wir das Schwanzende eines normalen, 6 cm langen Siredon, dem niemals die geringste Verletzung zugefügt war, — das betreffende Thier wurde vollständig isolirt aufgezogen, — so treffen wir auf Verhältnisse, welche den eben beschriebenen zum Verwechseln ähnlich sind. So kommen wir zu einem Schluss, zu dem schon *Heinrich Müller* durch seine Beobachtungen zum Theil gelangte, dass die Bildung der regenerirten Wirbel in derselben Weise vor sich geht, wie im normal waehsenden Schwanzende desselben Thieres. Hieraus werden wir einen weiteren Schluss ziehen können, der vielleicht für die gesammte Morphologie von einer gewissen Wichtigkeit sein dürfte, dass nämlich für die Bildung der Wirbel die Segmentation ein bedeutungsvolleres Moment sei, als das Vorhandensein der Chorda.

Der Bau des regenerirten Schwanzes der Eidechsen und verwandter Thiere wurde so ausführlich von den früheren Forschern studirt, dass darüber kaum mehr neue Beobachtungen gemacht werden können. Ich finde ebenso, wie die älteren Autoren, dass sich in einem ziemlich 12 cm langen, regenerirten Schwanze von Lacerta Lilfordi ein continuirliches Knorpelrohr hinzieht, welches an seinem vorderen Theile mit dem Reste des 7. Schwanzwirbels verwaehsen ist, und naturgemäss schmäler und dünner werdend, durch den ganzen Schwanz bis zum letzten Ende verläuft. Ab und zu sehe ich auch Lücken in dem Rohre, nirgends aber eine Andeutung wirklicher Segmentirung oder gar einen Zusammenhang dieser Segmentation mit den Muskel- und Hautsegmenten. Die feinen Kanälchen, welche die Wände des Rohres durchbrechen, lassen Blutgefässe hindurchtreten, wie man das besonders schön bei den Ascalaboten sehen kann; niemals jedoch treten Nervenfasern heraus oder hinein, und das ist ja ziemlich leicht erklärlich, wenn man die Structur des regenerirten Rückenmarksrohres, welches in dem Knorpelrohr verläuft, in Betracht zieht. Allerdings lassen sich ringförmige Verdickungen in der äusseren Wand dieses Rohres nachweisen, aber dieselben sind vollständig unregelmässig, und hängen von einer später zu besprechenden Kalkablagerung in der Knorpelmasse des Rohres ab. *Gachet* hatte bereits die Frage aufgeworfen, ob die starke Verknöcherung vom Klima abhängig sei, und will bemerkt haben, dass bei einzelnen Formen ausländischer Eidechsen sich aus dem Knorpelrohr mit der Zeit dennoch wirklich Wirbel herausbilden. Dass diese Annahme auf Täuschung beruht, ergiebt die einfache anatomisch

Untersuchung des Wirbelrohres, dessen einzelne verdickte Ringe *Gachet* wahrscheinlich für Wirbel gehalten hat. Vor Allem muss uns interessiren die Ansatzstelle des Knorpelrohres: ich habe bereits erwähnt, dass bei diesem offenbar physiologisch-regenerirten Schwanze, den ich im Auge habe, der vordere Theil des 7. Schwanzwirbels noch vollständig unverletzt ist. Dort, wo sonst im normalen Rückgrat die Quertheilung beginnt, setzt sich nun, wie auf einem Längsschnitt sehr deutlich zu sehen ist, an dem halben Wirbel, und zwar an dem Wirbelkörper sowohl, wie an dem oberen Bogen das Rohr derartig an, dass es von dem Wirbel absolut nicht getrennt werden kann, so dass auch bei einer späteren Verletzung eine Trennung an derselben Stelle ganz undenkbar erscheint. Querschnitte, die wir durch das Wirbelrohr machen, belehren uns, dass wir, wie schon *Heinrich Müller* es gesehen hat, es hier mit einem eigenthümlichen Knorpel zu thun haben, der ursprünglich rein zelliger Natur und dessen Intercellularsubstanz ausserordentlich gering ist, so dass die einzelnen Knorpelzellen fast das Bild darbieten, wie wir es von den Chordazellen kennen. Dieser Umstand hat vielleicht auch die älteren Forscher veranlasst, unser Knorpelrohr als eine Chorda oder ein chordaähnliches Gebilde anzusehen. *Heinrich Müller* hat in seinem mehrfach citirten Werke über die Regeneration uns pag. 12 mitgetheilt, dass das Knorpelrohr vorn etwa den Durchmesser der Schwanzwirbel hat und sich gegen das hintere Ende allmählich verjüngt. Er untersuchte hauptsächlich an Querschnitten, die mir durch die Liberalität des Herrn Geheimrath von Kölliker, meines verehrten Lehrers, sämmtlich zur Durchsicht überlassen wurden, und so konnte ich denn constatiren, dass seine Darstellung nach den Präparaten, die *H. Müller* angefertigt hatte, vollständig zutreffend ist. Ich bin demnach im Stande auf die ferneren Ausführungen *Müller*'s pag. 13–15, zu verweisen. Nur eines ist mir, wenn auch nicht an den *Müller*'schen Praeparaten, so doch an einer zur Controle angefertigten Schnittserie aufgefallen, dass der von *Müller* zuerst erkannte Hyalinknorpel durchaus nicht diesen Namen verdient. Betrachten wir die Genese des Knorpelrohres etwas genauer, so sehen wir in den allerjüngsten Stadien der Regeneration ebenfalls, wie es bei den Salamandriden der Fall ist, ein zelliges Blastem auftreten, das eventuell der häutigen Skeletanlage im normalen Theil verglichen werden kann. Aus diesem zelligen Blastem entwickelt sich aber nicht, wie *Müller* meint und es beschreibt, eine Art von Hyalinknorpel, „mit grösseren meist scharf polygonalen Knorpelhöhlen, mit hyaliner Zwischensubstanz und einer von dieser scharf zu trennenden Grenzschicht," sondern es geht aus demselben durch Umwandlung der einzelnen Embryonalzellen ein ganz eigenthümlicher Knorpel hervor, der überall, sowohl in der mittleren Zone, als auch an den Randschichten eine ausserordentlich geringe Menge von Zwischensubstanz absondert. Die Bilder, wie sie *Müller*, Taf. II. Figg. 6 und 7 darstellt, sind nach meinen Beobachtungen nicht ganz richtig, da die Intercellularsubstanz von *Müller* unbedingt viel zu stark angegeben ist. Wir finden vielmehr auch bei den jüngeren Stadien Verhältnisse, wie er sie von älteren regenerirten Schwänzen darstellt, nämlich eine ausserordentlich dichte Schichtung der zelligen Elemente, wie ich das auf meiner Tafel II. Fig. 9 vom Ende eines regenerirten Knorpelrohres von Platydactylus mauritanicus abgebildet habe. Niemals erreicht die Zwischensubstanz auch nur annähernd die Mächtigkeit, wie wir das bei den Urodelen beobachten können. Interessant ist nun vor allem, dass sich, wie ebenfalls schon von *Müller* und den älteren Autoren gesehen worden ist, zwei Ringe in dem Knorpelrohr unterscheiden lassen, ein äusserer und ein innerer, welche beide verkalken. Auch *Müller* hat dieselben Taf. II. Fig. 7 abgebildet, jedoch dabei ausser Acht gelassen, dass durch die Verkalkung, welche in diesen Ringen eintritt, nun die Knorpelzellen in ganz

eigenthümlicher Weise verdrängt werden. Von den älteren Forschern ist also beschrieben worden, dass sich der Knorpel zuerst dadurch metamorphosirt, dass er Elemente von kohlensaurem Kalk absondert, die sich in 2 Lagen, als äussere und innere Lamelle, sehr deutlich unterscheiden lassen. Später, wurde gesagt, kommt es zu einer Knochenbildung, namentlich an der äusseren Fläche. Ich habe nun die Bildung dieses Knochens etwas genauer verfolgt, und kann behaupten, dass er mit der Verkalkung des Knorpels in keinem Zusammenhange steht, dass vielmehr der Knochen ein Product der Bindegewebszellen ist, welche an der äusseren und inneren Seite das Knorpelrohr umgeben. An der äusseren Lamelle ist der Faserknochen, dessen zellige Elemente sich noch deutlich als Knochenkörperchen erkennen lassen, oftmals viel stärker, als an der inneren; jedoch finde ich auch eine Knochenbildung in der inneren Lamelle, wo man auf einzelnen Stellen den Uebergang in das die Röhre ausfüllende lockere Bindegewebe genau constatiren kann. Ein Auftreten von Osteoklasten, wie bei der Knochenentwickelung der höheren Wirbelthiere, konnte ich niemals beobachten. Was den Knorpel anbelangt, so finde ich, dass bei den Ascalaboten das ganze Gewebe des Rückenrohres fast aus reinem Zellknorpel besteht, dessen Elemente ausserordentlich dicht an einander liegen, so dass von der Bildung einer Zwischensubstanz kaum die Rede sein kann, wie es auf's Deutlichste die vortreffliche Färbung mit Methylviolett ergiebt, vermöge deren bekanntlich die geringsten Mengen von Knorpelgrundsubstanz nachgewiesen werden können. Die Knorpelelemente platten sich gegenseitig ab, und zwar von vorn nach hinten, so dass oftmals einzelne Zellen namentlich am hinteren Ende, die ganze Breite der Lamelle durchsetzen. Bei Hemidactylus sahen die Knorpelzellen fast wie Chordazellen aus; es kommt gar nicht selten zum Schwund der Kerne, die sich in späteren Stadien ausserordentlich schwer nachweisen lassen, und anstatt der Bildung der Grundsubstanz findet gleich eine Ablagerung von Kalk an den Rändern statt; und zwar zwischen den Zellen, wodurch ausserordentlich viele Knorpelelemente verdrängt werden. So kann es oftmals aussehen, als würde der Kalk in den Zellen selbst deponirt. Letztere Ansicht ist natürlicherweise vollständig hinfällig, denn es handelt sich hier, wie man schrittweise verfolgen kann, nur um eine Verdrängung der nicht secernirenden Elemente. Bei Anguis fragilis findet schon mehr Kapselbildung statt, aber die Knorpelzellen sind in äusserst unregelmässigen Gruppen angeordnet, und die Zwischensubstanz ist hier bedeutend mehr ausgebildet, als bei den Ascalaboten. Bei den Eidechsen, namentlich bei Lacerta ocellata, tritt zuerst, wie das schon *Heinrich Müller* bei anderen Formen gesehen hat, ein Zellknorpel auf, der von dem gewöhnlichen Zellknorpel der Reptilien nicht unterschieden werden kann: allmählich wird dann eine ziemlich bedeutende Menge von Grundsubstanz abgesondert, wodurch der Knorpel zum Hyalinknorpel wird, und erst später findet dann eine Einlagerung von Kalkconcrementen in die Grundsubstanz der beiden Lamellen statt. Auch hier wird der Knochen nicht in den Elementen des Knorpels sondern aus dem umgebenden Bindegewebe, dem Perichondrium, gebildet. Doch sehe ich, z. B. bei Senira bicolor, dass eine innere Lamelle stark verkalkt, und sogar verknöchert vorhanden war, während von einer Verkalkung und Verknöcherung der äusseren Lamelle nichts entdeckt werden konnte, trotzdem der Schwanz äusserlich fast vollständig das Aussehen des normalen hatte. Vergleichen wir diese Verhältnisse mit den normalen Bildungen der Schwanzwirbelsäule, so finden wir, dass der Knorpel an den Intervertebralstellen bei den Ascalaboten oft sehr ähnlich ist demjenigen des Knorpelrohres; auch hier ist fast reiner Zellknorpel vorhanden, ohne jede Intercellularsubstanz, ein Verhältniss, welches darauf schliessen lässt, dass die Regenerationsvorgänge auch hier noch, trotz der functionellen Anpassung, einen bestimmten

Entwickelungsgang durchlaufen, der dem embryonalen oder normalen Entwickelungsgange gleicht. Ueber das Ende des Knorpelrohres sagt *Müller*, dass dasselbe nicht immer gleich ist, in der Regel geht der Schwanz in ein kleines Höckerchen aus, das über die allmählich kleiner gewordene Schuppenreihe etwas vorsteht. Bis an oder in dasselbe erstreckt sich das Knorpelrohr, nachdem auch bei den älteren Exemplaren die Verkalkung desselben aufgehört hat. Meist geht dann der dünn und kleinzellig gewordene Knorpel in das übrige pigmentlose Gewebe über. Der hohle Rückenmarksstrang aber, oder wenn man lieber will, das filum terminale, tritt auch in dieses wenig differencirte Gewebe ein, und ist deshalb auf Quer- wie auf Längsschnitten bis ganz nahe unter die Epidermis zu verfolgen. Ich habe nun fast regelmässig constatiren können, dass das Knorpelrohr nicht in der Weise, wie es *Müller* beschreibt, mit dem übrigen Gewebe, wenigstens bei dem vollständig regenerirten Schwanz zusammenhängt, sondern dass es immerhin doch scharf von demselben zu trennen ist. Vor allen Dingen ist dasselbe nicht an der hinteren Seite offen, um das Rückenmark durchzulassen, welches dann noch eine Strecke weit bis dicht unter die Epidermis verläuft, sondern ich fand dasselbe verschlossen, namentlich bei den Ascalaboten, und oftmals sogar noch durch einen besonderen knorpeligen Pfropf, der den Verschluss vervollständigte. Einen allerdings nicht ganz frontalen Längsschnitt habe ich Taf. II Fig. 9 abgebildet, und ebenso ist in Taf. II Fig. 3 von derselben Species das Ende des Rückenmarkes im Knorpelrohr angegeben. Eine Täuschung ist kaum möglich, da es sich hierum vollständige Längsschnittserien handelte. Was die Umwandlung des Knorpelrohres anbelangt, so stimme ich darin mit *Müller* überein, wenn er behauptet dass im späteren Leben eine fast vollständige und Verkalkung Verknöcherung desselben stattzufinden pflegt; namentlich an den vorderen Theilen. Die Hypothese *Gachet*'s, dass die Verknöcherung eventuell vom Klima abhängig sei, wird durch meine Beobachtungen durchaus nicht unterstützt.

Wenn ich kurz noch einmal auf die Ansicht zurückkomme, die auch schliesslich sogar noch von *Leydig* vertreten wurde, dass das neugebildete Knorpelrohr vielleicht doch einer Chorda zu homologisiren wäre, so muss ich nur daran erinnern, dass die Regeneration der Chorda schon bei den Urodelen, und zwar, wie wir gesehen haben, selbst bei den jüngsten Larven derselben nicht mehr eintritt. Dass sich eventuell später wieder Wirbel aus dem Rohr bilden könnten, glaube ich vollständig verneinen zu dürfen; denn ich habe eine sehr grosse Anzahl von regenerirten Schwänzen durchmustert, und niemals auch nur den geringsten Hinweis darauf gefunden.

Was die interessante Thatsache anbelangt, dass sich der Schwanz der Eidechsen oftmals nicht einfach, sondern doppelt oder gar mehrfach regenerirt, wie man das wohl an Exemplaren eines jeden grösseren Museums beobachten kann, so verweise ich auf die älteren Darstellungen. In unserem zoologischen Institut befinden sich 2 höchst interessante doppelschwänzige Exemplare. Das eine von Podinema teguixin (Wag.), besitzt 3 Gabeln, von denen die beiden oberen durch eine Epidermiswucherung zusammengehalten werden, während der untere frei ist und eine bei weitem deutlichere Segmentirung zeigt wie die oberen, so dass wahrscheinlich in ihm das Ende der geknickten normalen Wirbelsäule verläuft. Das zweite Exemplar von Platydactylus guttatus besitzt ein gabeliges Schwanzende mit einem 4 cm und einem 1 cm langen Ast. In der Würzburger zootomischen Sammlung befinden sich ebenfalls 2 Exemplare von Hemidactylus, von welchen der eine sogar 7 stummelförmige Fortsätze am Schwanzende besitzt, die allerdings zum grossen Theil nur durch häutige Wülste gebildet zu sein scheinen.

Auch ich komme bei der Betrachtung dieser Objecte zu dem Schluss, dass es stets;

nur eigenthümliche durch unvollkommene Ruptur des Schwanzes entstandene Missbildungen sind: gewöhnlich ist, wenn zwei Schwänze vorhanden sind, der eine noch der normale, nicht vollständig abgeworfene, der andere dagegen ein durch den Reiz der Verwundung hervorgerufener regenerirter Schwanz. Ueber das Verhalten des Knorpelrohres bei diesen Abnormitäten haben sich bereits ältere Forscher mehrfach ausgesprochen. Dass man solche Missbildungen auch künstlich hervorrufen kann, ist ebenfalls längst bekannt. Genauer beobachtet habe ich die Regeneration des Knorpelrohres bei den ein- heimischen Eidechsen; ferner bei Lacerta ocellata, Lacerta viridis, Platydactylus facettanus, Platydactylus mutilatus, Platydactylus verus, Phyllodactylus europaeus, Hemidactylus frenatus, Hemidactylus platyurus und Senira bicolor. Ueberall fand ich in den Sammlungen, wo ich danach suchte, eine grosse Anzahl schon äusserlich erkennbarer, regenerirter Schwänze der betreffenden Arten, und auch unter den selbstgefangenen Exemplaren von Lacerta muralis war der Procentsatz derselben ausserordentlich hoch; und zwar merkwürdigerweise in der Nähe von Städten und Dörfern am höchsten; in Einöden dagegen, in welche sich selten ein menschlicher Fuss verirrt, am geringsten. So erklärt sich die Bemerkung, die schon früher von einem Reisenden *Needham* gemacht wurde, und die ich schon pag. 15 erwähnt habe; derselbe stellt als Ursache von dem häufigen Verluste des Schwanzes bei den Eidechsen in Portugal die Kinder hin, welche mit den Eidechsen spielten und sie geflissentlich verstümmelten.

Für die Regeneration der Gliedmassen ist die von *Philippeaux* zuerst gemachte Beobachtung von der grössten Wichtigkeit, dass bei älteren Amphibien nur dann die Extremitäten vollständig wieder nachwachsen, wenn ein oder mehrere Knochen bei der Amputation verletzt waren, dass dagegen nach einer vollständigen Exstirpation niemals eine Neubildung des Skeletes constatirt werden konnte.

Ebenso wird keine Regeneration eintreten, wenn der Schulter- oder Beckengürtel verletzt waren.

Somit werden wir hier die Richtigkeit des Satzes beweisen können, dass der pathologische Reiz einen bedeutenden Einfluss auf die Regenerationsprocesse ausübt und dass die Neubildung nicht allein dadurch zu erklären ist, dass nun an dem Amputationsstumpf einfach durch das Fehlen des vorher vorhanden gewesenen Gewebedruckes ein locus minoris resistentiae sich befindet. Dazu werden naturgemäss Vererbungserscheinungen ontogenetischer und vielleicht auch phylogenetischer Art kommen, wenn dieselben bei den immerhin doch schon hoch organisirten Salamandrinen gewiss oftmals auch nur in abgekürzter und unklarer Form bei der Regeneration ihren Ausdruck finden. Dass gerade bei dem Skelet der Extremitäten und weniger bei dem des Stammes so viel darauf ankommt, dass die betreffenden Theile nicht in den Gelenken exstirpirt waren, hat seinen Grund wohl darin, dass bei den Extremitäten der Salamandrinen die Gelenke besser ausgebildet und die Knochen unabhängiger von einander sind, als dies namentlich im letzten Theil des Schwanzskelets derselben Thiere der Fall ist.

Auch bei den Reptilien sind, als bereits oben erwähnt, die Schwanzwirbel in eigenthümlicher Weise angepasst, ja es kommt häufig zu gar keiner abgeschlossenen Gelenkbildung, wie bei den Ascalaboten. Bei jeder Amputation des Schwanzes muss also auch eine Verletzung der Knochen stattfinden, und eine reine Exstirpation ist eben unmöglich.

Dies ist der Grund, weshalb auch bei jüngeren Salamandrinen und besonders bei deren Larven fast stets eine Regeneration der Extremitäten eintritt, wenn nicht, wie erwähnt, der Schulter- oder Beckengürtel mit verletzt wurde, denn hier sind die Gelenke noch nicht derartig ausgebildet

wie im völlig erwachsenen Thier, weshalb auch bei der saubersten Präparation eine Verletzung der am Stumpf stehenbleibenden Knochen kaum zu umgehen ist.

Bei älteren Thieren wird man sogar einzelne Finger exstirpiren können und hier ebenso wie bei der Exstirpation im Knie- oder Ellenbogengelenk sich stets überzeugen können, dass von einer Regeneration des Skeletes in diesem Falle keine Rede mehr ist.

Von einem Sinnesorgan, dem Auge, waren diese Thatsachen schon *Blumenbach* bekannt, er fand bei seinen Experimenten, dass ein völlig exstirpirter Bulbus bei einzelnen Amphibien sich niemals neubildete, dass dagegen ein halb ausgeschnittenes Auge sehr bald wieder völlig die Gestalt und Structur des alten angenommen hatte. Ueber diese Verhältnisse spricht sich *Lotze* [1]) folgendermassen aus: „Die Regenerationen verloren gegangener Glieder erfolgen, wie es wenigstens scheint, in ähnlicher Weise, wie die ersten Bildungen; Ablagerung formlosen Blastems, Zerfall desselben in verschiedene differente Theile, die erst spät die frühere Gestalt wieder erreichen, kommen auch hier vor. Nun sind aber im ausgebildeten Körper nicht nur die Lagen und Functionsverhältnisse des Ganzen überhaupt, sondern namentlich die derjenigen Theile, in deren Umgebung sich das wiederentstehende Glied bildet, häufig beträchtlich anders, als sie zur Zeit der ersten Bildung waren. Wenn daher der gegenwärtige Bestand eines ausgebildeten Körpers zwar durch eine morphotische Formel ausgedrückt werden kann, die einen verloren gegangenen Theil mit einschliesst und ihn postulirt, so ist doch damit keineswegs die Methode der Bildung erklärt, durch welche der abgelagerte Ersatzstoff aus vorläufigen Gestalten, die dem Postulat der Formel zuerst gar nicht entsprechen, nach und nach in die verlangte Anordnung übergeführt wird. Man würde nach jener Hypothese allenfalls eine Neubildung der Krystalllinse begreifen: denn man würde sich vorstellen können, dass die Kapsel derselben auch im gewöhnlichen Zustand eine Art bildender und den Stoffwechsel regulirender Matrix sei, die daher den Verlust der Linse durch eine Erhöhung ihrer gewöhnlichen Thätigkeit, ohne dabei doch zu anderen Methoden ihres Wirkens genöthigt zu sein, auszugleichen vermöchte; aber man kann nicht auf gleiche Weise die Regeneration eines Krebsschwanzes erklären, für welche der zurückgebliebene Stumpf unmöglich dieselbe Funktion übernehmen könnte. Gerade diese Phänomene der Regeneration enthalten ein schwierigeres Räthsel, als die vollkommene Neubildung eines ganzen Organismus. In der Pflanze, die keinen umfänglicheren Theil wiedererzeugt, sondern nach dem Verlust des einen ihren Saftreichthum nur zu üppigerem Nachwuchs überall gleichgebauter Bildungen benutzt, kommt diese Schwierigkeit nicht vor. Bei ihr ist die Blattknospe weder eine schon fertige Miniatur des Blattes, noch ist sie an einen bereits innerhalb des Stengels organisirten Keim als Ansatzpunkt ihrer Bildung gebunden; sie entsteht vielmehr aus einem anscheinend chaotischen Zellenhaufen, und gestaltet sich erst durch seine vegetirende Thätigkeit, und zwar nicht in allen ihren Theilen zugleich, sondern die Spitze voranschiebend, während die Basis noch ziemlich unausgebildet ist. Hier liegt es daher nahe, die Entwickelung ganz an die qualitative chemische Natur des Saftes und an die eigenthümliche Gestalt der einzelnen Primitivzellen gebunden zu denken. Dies kann bei Thieren nicht so sein. Soll aus dem abgelagerten Plasma hier ein verlorenes Bein dort ein verlorener Schwanz regenerirt werden, so muss allerdings die organisirte

[1]) *Lotze*, Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens. Leipzig 1851. p. 555.

Umgebung, oder die Localität der Neubildung auf die specifische Gestaltung des Nachwuchses einen bestimmenden Einfluss ausüben. Aber es bleibt uns nichts übrig, als die Art, in welcher dieser Einfluss wirksam ist, und die Quellen, von denen er ausgeht, für vorläufig vollkommen unbekannt zu erklären."

Nehmen wir nach dem Stande der heutigen Wissenschaft die functionellen Anpassungen und die Reize, welche die verschiedenen Gewebe auf einander ausüben, zur Erklärung dieser so merkwürdigen Thatsache zu Hülfe, wie das von *Roux* in seinem mehrfach citirten Werke bereits in der ausgiebigsten Weise für andere Theile geschehen ist, so sehen wir vor allen Dingen ein Gewebe der grössten Variabilität fähig, das Bindegewebe, und dies spielt auch bei der Regeneration die grösste Rolle. Es wird also unter allen Umständen wiedererzeugt. Es bilden sich die verletzten Bindegewebszellen zu Embryonalzellen um und hiedurch ist der Anstoss gegeben zu erneuertem Wachsthum. Obgleich nun allerdings das primordiale Skelet beim Embryo auch aus dem embryonalen Bindegewebe hervorgeht, so scheint es doch, als ob bei älteren Thieren, bei denen eine Exstirpation im Gelenk vorgenommen wurde, nun die Regenerationsfähigkeit sich nicht so weit erstreckte, dass erst ein primordiales Skelet angelegt würde, aus dem sich durch weitere Differencirung ein knöchernes Skelet entwickelt. Es scheint vielmehr darauf anzukommen, dass dieser Reiz ausgehen muss von den verletzten Periostzellen. *Roux* sagt: Zu welcher Zeit nun für jedes Gewebe, und in jedem Organe die Periode des embryonalen Lebens aufhört und die des Reizlebens beginnt, ist wahrscheinlich für jeden Theil verschieden. So hört denn hier die Regenerationsfähigkeit auf, wenn die Reizaffection nicht mehr das skeletogene Gewebe erreicht; wenn auch nach der *Boll*'schen Ansicht, nach welcher die verschiedenen Gewebe in der Richtung des geringsten zu überwindenden Druckes wachsen, immerhin die Möglichkeit geboten ist, dass eine völlige Reproduction der Gliedmassen stattfinden könnte. Auch nach den Gesetzen der correlativen Entwickelung müsste eine solche sogar unbedingt postulirt werden. In die practische Chirurgie sind diese Thatsachen bereits seit länger als einem Jahrhundert übergegangen; denn man weiss, dass ein einfacher Amputationsstumpf leichter heilt, als die durch Exarticulation von Gliedmassen hervorgerufenen Wunden. Es wird durch die verletzten Periostzellen eine Neubildung von Callus angeregt, durch welchen vor allem auch ein festerer Abschluss der Röhrenknochen herbeigeführt wird.

Nehmen wir vor Allem die normale Entwickelung der Gliedmassen der höheren Wirbelthiere als Basis an, so finden wir, dass leider die Beobachtungen über diesen Gegenstand noch ziemlich dürftig sind. Für unsere Zwecke kommen hier in erster Linie in Betracht die Arbeiten von *Götte* und *Strasser*, da dieselben sich mit der Entwickelung des Extremitätenskeletes der Amphibien beschäftigen. Die Gliedmassen entstehen zuerst als einfache Auswüchse aus den Seiten des Körpers, und sind aus Ektoderm und Mesoderm zusammengesetzt. Bei den Amnioten erscheinen sie als Vorsprünge einer besonderen Längsleiste, welche als *Wolff*'sche Leiste bekannt ist. Am distalen Rande besitzen sie eine verdickte Ektodermkappe (*Kölliker*). Beide Gliedmassen verlaufen anfangs parallel der Körperoberfläche und sind beide nach hinten gerichtet. Innerhalb des Mesoderms der Gliedmassen bildet sich nun ein zusammenhängendes Blastem aus, aus welchem durch Differencirung bestimmter Knorpelcentren dann das primordiale Knorpelskelet hervorgeht, welches späterhin verknöchert. Der Entwickelungsvorgang ist für Hand und Fuss beinahe derselbe. Die beiden vorderen Finger (auf der radialen, resp. tibialen Seite) bilden sich in erster Reihe, dann der dritte, vierte und fünfte nach einander. Nach *Strasser* entwickeln sich aus der continuirlichen

Gewebeplatte zuerst die Kerne des Humerus, sowie der Ulna mit dem Radius, gleichzeitig die entsprechenden Theile der hinteren Gliedmassen. Etwas später erscheint dann an der Basis des ersten und zweiten Fingers ein knorpeliges Centrum (das bereits in Form einer Hervorragung am Ende der Extremität sichtbar war) an der Stelle des bleibenden zweiten Carpale der distalen Carpalreihe, und von diesem Centrum aus breitet sich dann der Vorgang der Verknorpelung noch in dem ganzen übrigen Carpus und nach den Fingern aus. Auf diese Weise entsteht eine continuirliche knorpelige Carpalplatte, welche einerseits mit dem Knorpel der beiden Metacarpalia, andererseits mit dem Radius und der Ulna zusammenhängt. Der dritte und vierte Finger und am Fusse auch die fünfte Zehe wachsen allmählich an der Ulnarseite der zusammenhängenden Carpalplatte hervor, während diese selbst sich gliedert und in die Carpalknochen zerfällt, nachdem sie sich vom Radius und der Ulna getrennt hat. Von dem ursprünglichen radialen Knorpelstrang entwickelt sich ein proximales Radiale, ferner das erste Carpale, und an der distalen Seite das zweite Carpale. „Das erste Carpale kommt so zwischen den Basalknorpel des zweiten Fingers und das Radiale zu liegen und scheint daher eine mittlere Reihe von Carpalknochen zu vertreten, während das Centrale einen andern Vertreter derselben darstellt. Das Centrale und das Intermedium sind das mittlere und das proximale Product der Abgliederung des ulnaren Knorpelstranges von dem ursprünglichen Carpus, während das zweite Carpale diesem und dem radialen Knorpelstrang gemeinsam ist. Die ulnare oder fibulare Seite des Carpus oder Tarsus theilt sich in ein proximales Element, das Ulnare oder Fibulare, wobei jedoch das Ulnare theilweise mit dem Intermedium verbunden bleibt. Aus dieser Platte entstehen auch 2 Carpalia, welche mit dem dritten und vierten Finger articuliren, während am Fusse die entsprechenden Elemente mit der dritten Zehe einer-, und der vierten und fünften Zehne andererseits articuliren. Nach *Götte* besteht das primitive Gliedmassenskelet aus einem basalen Abschnitt, dem Humerus, welcher sich in einen radialen und einen ulnaren Strang fortsetzt, die wiederum in die beiden ersten Finger auslaufen. Die beiden Strahlen verschmelzen an der Basis der Finger, um den Carpus zu bilden, und auf diese Weise ist dann die Gliederung der Gliedmasse in Oberarm, Unterarm und Hand durchgeführt. Die Ulna, welche sich ursprünglich in den zweiten Finger fortsetzt, trennt sich später davon ab, und läuft in den dritten Finger aus. Von der Seite des die Ulna mit dem dritten Finger verbindenden Theiles des Carpus sprosst dann der vierte Finger hervor, und am Fuss entsteht dann in dieser Gegend die vierte und fünfte Zehe. Jede der drei mit dem ersten, zweiten und dritten Finger verbundenen Knorpelsäulen zerfällt in 3 hinter einander gelegene Carpalknochen, so dass das Skelet der Hand oder des Fusses sich nach *Götte* aus einer proximalen, einer mittleren und einer distalen Reihe von Carpalknochen herausbildet, von denen jeder wiederum potentiell 3 Elemente enthält. Die proximale Reihe besteht hiernach aus dem Radiale, dem Intermedium und dem Ulnare, die mittlere aus Carpale 1, dem Centrale und Carpale 4, die distale Reihe endlich und Carpale 2 (das nach *Götte* aus zwei verschmolzenen Elementen zusammengesetzt ist,) und aus Carpale 3.

Bevor noch *Götte* seine ausführliche Arbeit publicirt hatte, war ich bereits zu Resultaten gekommen, welche in mir dieselbe Ueberzeugung wach riefen, wie sie auch *Götte* hatte, dass nämlich die Regeneration nur Processe recapitulirt, welche in der ontogenetischen Entwickelung der Gliedmassen vorhergegangen waren. Ich hatte mich damals genau an die Untersuchungen *Strasser*'s gehalten, und am regenerirten Theile das nachuntersucht, was er für den normalen angegeben hatte. Da nun inzwischen das grosse und schön ausgestattete Werk von *Götte* vorliegt, so will ich

es unterlassen, hier noch einmal auf die genauere Beschreibung der verschiedenen Regenerationsstadien einzugehen, ich habe mich darauf beschränkt, nur 2 ausführliche Abbildungen zu geben, um in betreff dieser Frage hier keine Lücke zu lassen; ausserdem bin ich dem Vorgange *Strasser*'s gefolgt, und habe in Tafel 2 Figur 13 und 14 die verschiedenen äusserlich sichtbaren Phasen der Regeneration der Gliedmassen schematisch dargestellt. Vor allem muss ich vorausschicken, dass ich etwas mehr Werth auf die prochondrale Centrirung lege, wie sie *Strasser* nennt, als *Götte*; denn durch sie scheint mir doch angedeutet zu werden, dass wir hier die ältesten Centren des späteren Knochensystemes der Gliedmassen zu suchen haben. Es wird sich naturgemäss der phylogenetisch älteste Knochen auch zuerst ontogenetisch differenciren, wenigstens wenn wir hier das biogenetische Grundgesetz gelten lassen wollen. So wird es vor Allem auffallen, dass die radialen Gliedmassen sich sowohl in der primären Entwickelung, als auch bei der Regeneration zuerst wiedererzeugen. *Götte* hat bekanntlich an diese Thatsache eine Hypothese geknüpft, die ihn zu einer etwas veränderten Auffassung des *Gegenbaur*'schen Archipterygiums führte, und ich glaube mich seinen Ausführungen auch in Betreff dieser Hypothese anschliessen zu können, umsomehr, als es noch an weiteren Untersuchungen über die ontogenetische Entwickelung der Extremitäten bei den niederen Wirbelthieren mangelt. Wir müssen erst, um auf weitere Vergleichungen eingehen zu können, eine genaue Entwickelungsgeschichte der Elasmobranchierextremitäten besitzen, die hoffentlich wohl in kurzem einmal einen Forscher interessiren dürfte. Bisher ist nur bekannt, dass sich die Skelettheile der Elasmobranchierextremität entwickeln, bevor noch ein Schulter- oder Beckengürtel angelegt ist, und das ist unzweifelhaft für die Bildungsweise der gesammten Gliedmassen der Wirbelthiere ausserordentlich wichtig. Es handelt sich vor allem um eine Unterstützung, welche dem Flossensaum, der *Wolff*'schen Leiste, an bestimmten Stellen zu Theil werden soll und es ist wohl zu erklären, dass nun diese Stütze nicht von Innen nach Aussen, sondern von Aussen nach Innen sich entwickelt. Deshalb lege ich auch so grosses Gewicht auf die distal auftretenden Knorpelcentren in den regenerirten Gliedmassen der Salamandrinen, weil hieraus sich eventuell später eine Vergleichung mit den ähnlichen Verhältnissen bei den Selachiern ergeben könnte, und wir dadurch erst zu einem wirklichen Verständniss der bisher beobachteten Thatsachen kommen würden. Bevor das geschehen ist, kann ich mich auch den Ausführungen, welche *Balfour* an die *Götte*'schen und *Strasser*'schen Arbeiten anknüpft, nicht vollständig anschliessen: denn wenn wir auch annehmen, dass der Radius ursprünglich ventral, und die Ulna dorsal liegt, so lässt sich doch daraus ohne Weiteres nicht folgern, dass beide mehrere verschmolzene Strahlen der Elasmobranchierflosse repräsentiren, welche „an ihren distalen Enden noch zahlreiche Flossenstrahlen stützen, aus denen sich die Reihen der Carpal- und Tarsalknochen bilden."

Zum Schluss sei kurz bemerkt, dass ich nicht nur an Tritonen und deren Larven experimentirte, wie das *Götte* gethan, sondern, dass ichauch andere Thiere zur Vergleichung heranzog. Vortrefflich passend zu dieser Untersuchung warwieder einmal Siredon, und dann Pleurodeles, doch ging bei letzterem die Neubildung der Extremitäten nicht in derselben rapiden Weise vor sich, wie die des Schwanzes. Bei Siredon dagegen lässt sich ein Unterschied in der Wachsthumsenergie bei diesen beiden Theilen nicht bemerken, und in der günstigsten Jahreszeit dauerte es etwa 6 Wochen bis eine am Humerus oder Femur amputirte Extremität vollkommen nachgewachsen war. Ein vollständig negatives Resultat erhielt ich dagegen bei den Larven unserer einheimischen Frösche und Kröten, auch wenn sie noch in sehr jugendlichem Alter standen. Stets wuchs auch unter den

günstigsten Lebensbedingungen ein kleiner Conus an der verstümmelten Extremität nach, den ich jedoch niemals zur weiteren Ausbildung gelangen sah. Diese Thatsache ist um so auffälliger, als es ja bekannt ist, dass Frösche mit 3 Hinterbeinen vorkommen, und solche zuerst wohl von *J. van der Hoeven* und auch in verschiedenen populären Werken abgebildet sind. Mir selbst ist ein derartiges Exemplar leider niemals in die Hände gekommen, und so kann ich mich auch über die Ursachen dieser Missbildung hier nicht weiter aussprechen.

Auch die zu demselben Zweck ihrer Gliedmassen beraubten Reptilien zeigten kein höheres Regenerationsvermögen, als die Säugethiere und Vögel, so dass niemals beobachtet werden konnte, dass eine wirkliche Neubildung einer Extremität stattgefunden hätte.

Fassen wir die Ergebnisse, welche durch die Untersuchungen über das normale und regenerirte Schwanzende zu Tage gefördert wurden, kurz zusammen, so finden wir vor Allem, in der Reihe der Wirbelthiere die hochinteressante Thatsache, dass einmal bei der Bildung der letzten Schwanzwirbel die Chorda unzureichend ist, wie bei den Urodelen des näheren erörtert wurde, und dass an Stelle der normal gebildeten Wirbel dann ein Knorpelstab tritt, aus welchem sich in späterer Zeit Wirbelkörper differenciren, die jedoch nicht immer genau den vorhergehenden entsprechen. Wir sehen, dass ähnlich, wie bei den Cheloniern durch functionelle Anpassung dies bedingt ist, aus dem Knorpelstabe procoele, opisthotoele, amphicoele und biconvexe Wirbel entstehen, doch wird man hier, namentlich da diese verschiedenen Typen ganz unregelmässig mit einander abwechseln, an eine functionelle Anpassung nicht denken können. Dagegen beruht die Bildung des Knorpelstabes selbst allerdings auf einer functionellen Anpassung, denn es kann constatirt werden, wie ich das auch an anderen Orten erwähnt habe, dass eine Turgescenz des ganzen Schwanzendes zu bestimmten Zeiten, und zwar zur Brunstperiode der Urodelen eintritt, und dass höchst wahrscheinlich dann beim Landaufenthalt der Thiere wiederum eine wenn auch geringe Reduction der so gebildeten Wirbel stattfindet. Auch bei der so ausserordentlich langschwänzigen Lacerta muralis finden wir ein Knorpelstäbchen, und die Bedeutung desselben ist für die Regeneration eine äusserst wichtige; denn die regenerirten Wirbel werden nicht, wie es bei der embryonalen Bildung der Fall ist, von dem skeletogenen Gewebe der Chorda differencirt, sie entwickeln sich vielmehr in ähnlicher Weise aus einem axialen Gewebe, einem Knorpelstabe, wie das vorher weitläufig beschrieben worden ist; also nach dem Typus der normalen Wirbelbildung im Schwanzende. Auf der anderen Seite sehen wir, dass bei vielen Thieren die Chorda für die Bildung der Wirbel zu lang ist, oder wenigstens bedeutend länger, als die später um sie herum entstehende Wirbelsäule. Das ist vor Allem beobachtet worden bei den Entwickelungsvorgängen an der Schwanzspitze der Vögel und Säugethiere von *Braun* [1]). Derselbe hatte beim Papagei ein kleines gestieltes Knöpfchen gefunden, das sich nur auf bestimmten Stadien, und zwar zur Zeit der Entwickelung der Federpapillen, zeigte. In dieses Knöpfchen ragt Chorda, wie Rückenmark hinein; allmählich nimmt es jedoch an Masse immermehr ab, und besteht schliesslich nur noch aus einem Häufchen von Ektodermzellen, welche der Haut an der Schwanzspitze aufsitzen. Aehnliche Verhältnisse wurden dann bei Tauben-, Sperlings-, Enten- und Schleiereulenembryonen nachgewiesen. Interessant ist es vor allem, dass die Chorda hier an ihrem Ende auf einem jüngeren Entwickelungsstadium stehen bleibt, und dass man ein besonderes Chordastäbchen, wie es *Braun* genannt hat, unterscheiden kann. Beim Menschen

[1]) *Braun*, l. c. Entwickelung des Wellensittichs. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg.

hatte bereits *Rosenberg* ähnliche Thatsachen gefunden, die später von *Braun* dahin ergänzt wurden, dass er bei Schweins-, Katzen-, Schafs-, Kaninchen-, Maus- und Hundeembryonen analoge Verhältnisse constatirte. Um das hinterste Chordaende, sagt *Braun*, bilden sich keine Wirbel; es ragt jenseits der Wirbelsäule heraus, ist mitunter getheilt, gewunden oder geschlängelt, und oftmals kommt es sogar zur Bildung eines dem Schwanzknöpfchen der Vögel homologen Theiles, den *Braun* seiner Gestalt wegen Schwanzfaden nennen möchte. Er fand nämlich am hinteren Schwanzende einen verschieden langen Faden, der sich durch seine Dünne scharf vom übrigen Schwanze absetzt; in ihm liegt in jüngeren Stadien das gewundene oder getheilte Chordaende; später besteht es nur aus Epidermiszellen und schwindet endlich ganz. Schon vor längerer Zeit hat *Marshall* [1]) in seiner so hochinteressanten und leider doch so wenig berücksichtigten Arbeit über das Schwanzende der Ente nachgewiesen, dass der Endkörper der Wirbelsäule ursprünglich aus vielen Wirbeln besteht, die erst allmählich mit einander verschmelzen, dass also auch bei Vögeln anfangs eine bedeutend grössere Anzahl von Wirbeln existirt hat. So finden sich hier beim Embryo Verhältnisse vor, welche an die Bildung der Schwanzwirbelsäule des Archaeopteryx erinnern. Nicht minder interessant, als bei diesem ältesten Vogel, ist auch der Schwanz von Hesperornis, wie *Wiedersheim* [2]) in seiner neuesten Arbeit beschreibt. „Er besteht aus 12 starkknochigen Wirbeln, eine grosse Zahl, die vielleicht, abgesehen von der nahezu ausgestorbenen Alca impennis bei keinem jetzigen Vogel mehr zur Beobachtung kommt.“ Noch heute findet sich bei den Ratiden, wie *Wiedersheim* in derselben Arbeit angiebt, ein Verhältniss, welches auf die gleich zu besprechende Hypothese hindeutet, indem bei diesen Vögeln die einzelnen Wirbel bis zur Schwanzspitze hinaus abgegliedert bleiben. So können wir jetzt wohl mit Sicherheit annehmen, dass unseren sämmtlichen Vögeln früher ein längerer Schwanz zugekommen ist, der erst allmählich durch Anpassungsverhältnisse reducirt wurde; dass in ähnlicher Weise, so lehrt uns wenigstens die Entwickelungsgeschichte, die Amphibien in früherer Zeit einen kürzeren Schwanz besessen haben, als die heute lebenden. Auch palaeontologisch ist der Nachweis zu liefern, dass die Schwanzwirbel der ältesten Amphibien und Reptilien nie in der bedeutenden Anzahl und Länge vorhanden gewesen sind, in der sie jetzt auftreten. Das bestätigen vor allem auch die neuesten Arbeiten von *Credner* über die Stegocephalen [3]). Für die Regenerationsverhältnisse ist dies insofern von grösserer Wichtigkeit, als sich naturgemäss bei denjenigen Thieren, bei welchen schon im embryonalen Leben eine Reduction der Schwanzwirbel vorkommt, nicht besondere Regenerationsfähigkeit vorfinden wird; dass dagegen diejenigen Schwänze, in denen schon normaler Weise zu bestimmten Perioden eine Verlängerung eintritt, auch eine bedeutend grössere Reproductionskraft besitzen werden. Dementsprechend finden wir auch, dass der abgestutzte Schwanz des Hundes niemals wiederwächst; auch bei Vögeln würden wir vergeblich Versuche in dieser Richtung anstellen; dagegen finden wir, dass namentlich die Schwänze der Urodelen in fast unbegrenzter Weise sich erneuern. Schon bei den Reptilien ist die Regenerationsfähigkeit des Schwanzes nicht mehr eine so unbegrenzte wie bei den Urodelen; es regenerirt sich der einmal abgeschnittene Schwanz ja fast vollständig bei den Eidechsen und Ascalaboten, so dass man schliesslich, wenn das Thier gut genährt wurde, das Neugebildete vom Alten äusserlich kaum

[1]) *Marshall*, Niederländisches Archiv f. Zoologie.
[2]) *Wiedersheim*, Biolog. Centralbl. Bd. III. No. 24.
[3]) *Credner*, Zeitschr. d. deutsch. Geolog. Gesellsch. 1881—83.

unterscheiden kann, hingegen lässt die Reproductionsfähigkeit in rapider Weise nach, wenn man ein Thier mehrfach zu verstümmeln sucht.

Leider besitzen wir, soviel ich wenigstens weiss, keine palaeontologischen Funde, welche uns einen Aufschluss darüber geben könnten, wann zum ersten Mal, und bei welcher Form die so höchst wunderbare Umbildung der regenerirten Wirbelsäule in ein Knorpelrohr aufgetreten ist. Es müsste sich hier unbedingt das Knorpelrohr, da es durchaus kein so vergängliches Gebilde ist, und im Alter sogar, wie erwähnt, an der äusseren und inneren Oberfläche stark verknöchert, ebensogut erhalten haben, wie die übrigen Skelettheile. Betrachten wir die Ascalaboten als die niedrigst stehenden jetzt lebenden Reptilien, so finden wir bei ihnen keine anderen Verhältnisse, als bei den Eidechsen; dagegen besitzen weder Krokodile, noch Chelonier, noch Schlangen das Vermögen, abgeschnittene Schwanzstücke wieder zu erzeugen. Wo die Regenerationsfähigkeit des Skeletsystems in der phylogenetischen Reihe beginnt, und wo sie endigt, das zu entscheiden, muss späteren palaeontologischen Aufschlüssen überlassen bleiben.

Im ersten Theile habe ich auf die historische Entwickelung der Lehre von den Regenerationsvorgängen weitläufig hingewiesen, und es wird jedem dabei aufgefallen sein, dass vor Allem die Schwanzwirbelsäule es gewesen ist, deren Wiedererzeugung schon in frühester Zeit die Forscher beschäftigte. Ich kann deshalb der allgemeinen Gesichtspunkte halber auf diesen Theil verweisen und möchte nur noch einmal hervorheben, dass es nicht etwa *Heinrich Müller* gewesen ist, der zuerst die abweichende Structur des neugebildeten Rückenmarksrohres bei den Reptilien erkannte, noch auch *Dugés*, sondern dass *Perraut* der Ruhm gebührt, zuerst diese complicirten Verhältnisse und zwar bereits im Jahre 1688, erkannt zu haben.

Auch auf eine Theorie muss ich noch zurückkommen, nämlich die von *Leydig*. *Leydig* will selbst bei normalen Exemplaren von Lacerta viridis, muralis und vivipara im Inneren des Schwanzes ein Knorpelrohr von 2—3 Zoll Länge gefunden haben, das sich ganz so verhielt, wie das Knorpelrohr des regenerirten Schwanzes. Schon pag. 36 habe ich erwähnt, dass meiner Ansicht nach ein Knorpelrohr stets das Product eines regenerativen Processes ist. Das Aeussere eines ziemlich lange Zeit regenerirten Schwanzes, namentlich der langschwänzigen Eidechsenarten, kann allerdings so täuschend dem normalen ähnlich werden, dass man es von demselben bei oberflächlicher Betrachtung nicht unterscheiden kann. Ich selbst habe mehrfach normale Schwänze untersuchen wollen, und schliesslich doch gefunden, dass die betreffenden Theile, die ich zur Untersuchung heranzog, regenerirt waren. Erst nachdem ich mich überzeugt hatte, dass bei jüngeren Eidechsen, die lange Zeit in der Gefangenschaft gehalten waren, und bedeutend an Grösse zugenommen hatten, bei welchen auch jegliche Verletzung des Schwanzes vermieden war, ein solches Knorpelrohr niemals vorkam, konnte die von mir schon früher gefasste Vermuthung bestätigt werden. Es wäre wenigstens wunderbar, wenn unter den vielen Exemplaren, die ich in der Gefangenschaft gehalten habe, und unter denen sich Arten von den verschiedensten Fundorten befanden, nicht einmal der Fall eingetreten wäre, dass ein oder das andere Exemplar uns den von *Leydig* vermutheten abweichenden Bau der normalen Wirbelsäule gezeigt hätte. Ich muss demnach *Leydig*'s Darstellung zurückweisen: wahrscheinlich wird der berühmte Histologe selbst seine frühere Ansicht nicht weiter festhalten.

Versuchen wir nun, den eigenthümlichen Bau des Knorpelrohres morphologisch zu erklären, so begegnen wir da bedeutenden Schwierigkeiten, denn ein ähnliches Gebilde, wie der Knorpelstab des regenerirten Reptilienschwanzes findet sich wohl nirgends in der gesammten Thierreihe mehr

vor. Man könnte ihn, wenigstens in den ersten Stadien, vergleichen mit dem Os coccygis der anuren Amphibien. Aber dieser Vergleich wird sofort dadurch wieder hinfällig, dass der betreffende Knochen der Anuren vollständig solide ist, und wie *Schwegmann*[1]) nachgewiesen hat aus einer Verschmelzung mehrerer Wirbel hervorgeht. Ausserdem würde, wenn man diesen Vergleich weiter festhalten wollte, auf eine nähere Verwandtschaftsbeziehung zwischen Anuren und Reptilien hingedeutet werden, die nach den neueren Ansichten wohl unbedingt geleugnet werden muss; denn trotzdem sich verschiedene Vergleichungspunkte bei der Wirbelbildung auffinden lassen, hat man doch die Anuren als eine aberrante Form anzusehen. Schon das Verhalten der Chorda bietet bei ihnen insofern einen Gegensatz zu den Urodelen dar, als diese intravertebral länger persistirt, als intervertebral, — „ein Verhalten, das allerdings zu den Reptilien hinüberführt“[2]) Wir werden so zu der Frage geführt, ob nicht etwa in dem Knorpelrohr ein Rückschlag nach den Anuren oder den den Anuren ähnlichen Vorfahren der Reptilien zu erkennen sei. Freilich werden, wie schon gesagt, die Anuren heute als eine aberrante Form angesehen, welche sich seitlich von der geraden phylogenetischen Reihe abgezweigt hat.

Ebenfalls könnte man einen Vergleich wagen mit dem Knorpelstabe, wie er sich bei den Urodelen im normalen Schwanze vorfindet, und wie er sich bildet bei der Regeneration des Urodelenschwanzes. Auch dieser Vergleich kann nicht durchgeführt werden, da das Rückenmarksrohr sich in typischer Weise bei den Urodelen regenerirt, und oberhalb des neu gebildeten Wirbelsystems verläuft, während das regenerirte Nervensystem der Reptilien im Innern des Knorpelrohres als ein physiologisch fast vollständig werthloses Gebilde sich hinzieht. Nehmen wir allerdings an, dass das Knorpelrohr homolog sei einer Bildung, die durch Verschmelzung der oberen und unteren Bögen mit Ausfall der Wirbelkörper zu Stande gekommen, so kann denn der eben angezogene Vergleich vielleicht mit einer Berechtigung durchgeführt werden. *Leydig* hat dies zu thun versucht; aber wir stossen dabei doch auf bedeutende Schwierigkeiten: wir sehen, wie später erörtert werden wird, vor allem einmal eine vollständig veränderte Structur des Rückenmarkes vor uns: es sind keine Oeffnungen für die Spinalganglien vorhanden, Spinalganglien existiren überhaupt nicht, und an Stelle des centralen Nervensystems tritt ein anderes in Function, welches nicht an die Skeletverhältnisse gebunden ist.

So sehen wir uns denn genöthigt dieses Knorpelrohr als ein morphologisch vollständig anderes Gebilde anzusehen, als die ursprünglich vorhanden gewesene Wirbelsäule; als ein Gebilde, dem sowohl phylogenetisch, als ontogenetisch jede Verwandtschaftsbeziehung zu anderen Skelettheilen fehlt, und welches nur entstanden gedacht werden kann durch eine functionelle Anpassung des leichtbrechbaren Eidechsenschwanzes, die im Kampfe um's Dasein von den heute lebenden Lacertiden und Ascalaboten erworben wurde. Die Fähigkeit, diese einmal erworbene Anpassung auf alle Mitglieder der Sippe zu vererben, scheint allen Individuen der besprochenen Arten zuzukommen; denn niemals fand ich ein solches, das nicht im Stande gewesen wäre, den verlorenen Schwanz in der besprochenen Weise zu regeneriren. Ich glaube jedoch nicht, dass die Vererbung dieser specifischen Anpassung bereits soweit gegangen ist, dass nun, wie es nach der *Leydig*'schen Angabe scheinen könnte, auch bereits Exemplare mit normalem Schwanze die soeben besprochenen specifischen Ab-

[1]) *Schwegmann*, Entstehung und Metamorphose der Wirbelsäule von Rana temporania. Halle 1884.
[2]) *Wiedersheim*, Vergl. Anatomie, pag. 58.

änderungen zeigen könnten. Wären allerdings die *Leydig*'schen Befunde richtig, so würden sie eine gute Stütze sein für die Theorie, die *Geoffroy St. Hilaire* aufstellte, dass neue Arten durch günstige Missbildungen entständen. Wir hätten dann freilich Eidechsen oder ihnen ähnliche Reptilien, die jene so ausserordentlich vortheilhafte Anpassung des regenerirten Schwanzes direct auf ihre Nachkommen vererbt, als Ausgangspunkt neuer Arten zu betrachten.

Ueber die Gründe, durch welche eine derartige functionelle Anpassung der Wirbel verursacht sein dürfte, werde ich im letzten Abschnitte einige kurze Bemerkungen machen.

5. Regeneration des Rückenmarkes.

Vom Centralnervensystem kommt für unsere Untersuchungen nur derjenige Theil des Rückenmarkes in Betracht, welcher im Schwanze verläuft. Ich will jedoch nur ganz kurz auf die histologischen Detailfragen des normalen Rückenmarkes eingehen, da wir sowohl bei den Amphibien, wie bei den Reptilien vortreffliche Arbeiten besitzen, die bei der Betrachtung der Regenerationsverhältnisse zu Grunde gelegt werden können. Vor allem sind es die Arbeiten von *Stieda*: Ueber den Bau des Centralnervensystems des Axolotl,[1]) und die von *Klaussner*: das Rückenmark des Proteus anguineus[2]), welche für die Amphibien, und die von *Giuliani*: Sulla struttura del midollo spinale, e sulla riproduzione della coda della Lacerta viridis[3]), welche für die Reptilien in Betracht kommt. Ausserdem werden naturgemäss die neuesten Arbeiten über das Rückenmark anderer Thiere am geeigneten Orte Berücksichtigung finden.

Bevor ich zur Besprechung der uns hier interessirenden Fragen übergehe, möchte ich einen kurzen Blick auf die als Filum terminale des Rückenmarkes beschriebene Bildung werfen. Es wird dies um so nothwendiger sein, als wir hauptsächlich mit dem letzten Ende des Rückenmarkes zu thun haben, welches ja, wie bekannt, bei vielen Thieren normalerweise in einen einfachen Faden ausläuft. Noch heute besteht eine verschiedenartige Auffassung der Elemente, welche dieses Filum zusammensetzen. Manche Forscher sprechen demselben jede nervöse Natur ab, während andere es als eine directe Fortsetzung des Rückenmarkes betrachten, welche allerdings auf embryonaler Stufe stehen geblieben ist. Beim Menschen bildet sich dadurch, dass die Wurzeln der Spinalnerven eine immer schiefere Richtung annehmen, schliesslich die cauda equina, die „dura und arachnoidea betheiligen sich ebenfalls an diesem Wachsthume und auch die pia bleibt nicht zurück und bildet das filum terminale". (*Kölliker.*) *Rauber*[4]) hat nun vor allem nachgewiesen, dass

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. pag. 285. Taf. XIX.
[2]) Abhandl. d. kgl. bayr. Acad. d. Wissensch. II. Klasse. XIV. Bd. II. Abth.
[3]) Roma. Salviucci 1878.
[4]) *A. Rauber.* Die letzten spinalen Nerven und Ganglien. Morphol. Jahrb. III. pag. 603. Taf. XXXI.

in dem Filum terminale des Menschen auch nervöse Elemente vorhanden sind. Hauptsächlich interessant sind auch die Angaben dieses Forschers über die caudalen Anschwellungen des Fischmarkes. Es war aus der älteren Litteratur bekannt, dass das Rückenmark von Petromyzon $1^1/_2$ mm vom Rande der Schwanzflosse noch zu bemerken war, wo es blind endigt. „Aehnlich verhält es sich mit dem Ende des Rückenmarkes von Raja Torpedo, bei der Barbe dagegen und beim Hecht hatte schon *Stilling* nachgewiesen, dass das Rückenmark in einem eigenthümlichen Knoten endigte, der auch schon früher beim Karpfen von *E. H. Weber* beschrieben und richtig abgebildet wurde. Auch bei der Aalraupe und beim Wels hatte *Weber* den Endknoten gesehen und ebenso *Quatrefages* beim Amphioxus lanceolatus." *Rauber* findet nun bei einem Amphioxus von 3 cm Länge diese Anschwellung nicht; er meint aber, dass der Knoten sich vielleicht bei allen Fischen mit heterocerker Schwanzwirbelsäule vorfinde, „er liegt in dem nach oben offenen Einknickungswinkel der Wirbelsäule." Jedoch schliesst das Mark auch bei der Barbe nach *Rauber* mit diesem Knoten nicht ab, „sondern entwickelt ein vollständiges Filum terminale, welches die Aufwärtskrümmung des Endes der Wirbelsäule mitmacht, um erst in längerem Verlauf auf's Höchste verdünnt zu endigen." „Das Filum terminale endigt als ein dorsoventralwärts abgeplatteter Epithelcylinder"; eine nervöse Natur kommt diesem Filum terminale nach *Rauber* nicht zu.

Bei den Amphibien habe ich die normalen Verhältnisse des Schwanzendes, und demgemäss auch die normale Endigungsweise des Rückenmarkes näher bei Pleurodeles Waltlii untersucht.

„Je weiter man bei Betrachtung von Querschnittserien nach hinten kommt, desto mehr verliert die weisse Substanz an Mächtigkeit, endlich verringert sich auch die Zahl der Nervenzellen und es finden sich im letzten Viertheil nur noch die länglichen Zellen des den Centralcanal umgebenden Epithels und wenige randständige Nervenfasern. Mit dieser Veränderung der Structur geht eine Abnahme des Volumens Hand in Hand, so dass das Rückenmark schliesslich nur noch einen Durchmesser von 0,13 mm hat." Der Centralcanal ist mehr in die Mitte gerückt und hat jetzt ein Lumen von 0,036 mm. Die Gestalt variirt hier etwas, denn die Basis ist mehr oder weniger abgeplattet und ebenso die Seitenflächen, so dass das Rückenmark an diesen Stellen auf dem Querschnitt die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks annehmen kann, dessen Hypothenuse nach unten liegt. Die bindegewebige Scheide ist einfach geworden und lässt sich zuletzt gar nicht mehr nachweisen.

Allmählich verschwindet die weisse Substanz vollständig; es bleibt nur noch das Epithel des Centralcanals übrig, welches in einschichtiger Lage den immer enger werdenden Canal umgibt. Am äussersten Ende ist das Rückenmark gewöhnlich etwas nach aufwärts gebogen und endet, nachdem der Centralcanal sich geschlossen hat, in einer knopfartigen Anschwellung, welche durch Vermehrung der Epithelzellen entsteht. Diese Anschwellung am Ende des Rückenmarkes ist von verschiedenen Embryonen bekannt und findet sich auch nach den Mittheilungen von *Braun* besonders ausgeprägt bei einzelnen Vogelembryonen.

Wie das Ende des Rückenmarkes einen vollständig embryonalen Charakter sich bewahrt hat, so kann man bei der Betrachtung der von hinten nach vorn durch dieses Organ gelegten Querschnittserien einen allmählichen Uebergang zu dem vorderen hochorganisirten Theil desselben wahrnehmen, der genau alle Stufen der normalen Entwickelung zeitlebens dargestellt enthält; denn auch der vordere Theil des Rückenmarkes ist erst durch allmähliche in derselben Weise verlaufende Umwandlung aus einem einfachen Rohr zu einer so complicirten Struktur gelangt.

Die Spinalganglien haben stets etwa den vierten Theil der Grösse des Rückenmarkdurchmessers, wenn man diesen von der Stelle nimmt, an der die Spinalganglien abgehen. Sie finden sich bis weit nach hinten mit dem Durchmesser des Rückenmarkes kleiner und kleiner werdend und liegen zuletzt innerhalb der oberen Bögen.

Von der Stelle ab, wo das Rückenmark nur aus dem von einfachen Epithelzellen umgebenen Centralcanal besteht, sind sie nicht mehr nachzuweisen."

Aus dieser Beobachtung geht hervor, dass ein eigentlicher Endfaden bei Pleurodeles nicht existirt, und dass man wohl die Endanschwellung des Rückenmarkes derjenigen der Fische vergleichen kann. Auch bei den anderen Amphibien ist wohl ein eigentliches Filum terminale nicht deutlich ausgeprägt, dagegen kann man vielleicht stets den letzten Abschnitt des Rückenmarkes mit diesem homologisiren, denn man kann wohl mit Recht vermuthen, dass von der Stelle ab, an welcher die weisse Substanz aufhört und typische Ganglienzellen nicht mehr nachgewiesen werden können, auch eine nervöse Function nicht mehr vorhanden ist. Jedenfalls sind aber die sämmtlichen Zellen, welche das Ende des Rückenmarkes bei den Amphibien zusammensetzen, nervöser Natur; ein Hinzutreten von Bindegewebselementen konnte ich nirgends beobachten, nicht einmal bei dem so ausserordentlich verlängerten Schwanzspitze von Triton helveticus.

Bei den Reptilien beobachtete, wie erwähnt, *Giuliani* ein Filum terminale speciell bei Lacerta viridis: „Il filo terminale dei rettili è molto corto, dappoichè il midollo spinale in questi animali percorni la massima parte del canale vertebrale della coda."

An Stelle des Ueberganges endigt nach *Giuliani* das Rückenmark in einem kleinen Conus, der also der Caudalanschwellung der Fische und der Amphibien zu vergleichen wäre. Der Centralkanal behält die runde Form, aber er wird weiter und endigt blind unter der Cutis. „Nei tagli longitudinali si vede chiaramente la continuazione del canale centrale e del tessuto che lo circonda non che della pia madre, con il canale centrale e la pia madre del midollo spinale; nei tagli trasversali e longitudinali non si scorge nessuna traccia nè di fibre nervose, nè molto meno di cellule nervose."

Da *Giuliani* die Epithelzellen des Centralcanales nicht für nervöse Elemente ansieht, hält er das ganze Filum terminale für ein Gebilde bindegewebiger Natur.

Aus den angeführten Citaten wird zur Genüge hervorgehen, dass der Begriff des Filum terminale heute nicht mehr so streng abgegrenzt ist wie zur Zeit *Bidder*'s oder *Stilling*'s.

Ich kann mich nicht entschliessen, einen Theil des Rückenmarkes selbst, und wäre er noch so stark in seinen Elementen reducirt, mit diesem Namen zu bezeichnen.

So lange der Centralcanal mit seinen Epithelzellen vorhanden ist, so lange ist auch die Möglichkeit gegeben, wie wir später sehen werden, dass noch weitere nervöse Elemente hieraus entstehen. Deshalb möchte ich vorschlagen, nur diejenigen Gebilde mit diesem Ausdruck zu bezeichnen, welche nach dem Aufhören des Centralcanals und der Epithelzellen nun entweder aus den Häuten des Rückenmarkes oder anderen bindegewebigen Elementen hervorgehen und dem völlig abgeschlossenen Centralorgan kappenartig aufsitzen, wie das bei den Fischen und einigen Säugethieren der Fall ist. Ich werde wenigstens in meiner folgenden Darstellung den Ausdruck „Filum terminale" nur in diesem Sinne gebrauchen.

Um die Regenerationsvorgänge am Rückenmarke der Amphibien zu studiren, wählte ich vor

allem Larven von Tritonen, ferner Siredon, Proteus und Pleurodeles, da die Structur des Rückenmarkes bei diesen am besten bisher untersucht worden ist. Mehrfach habe ich darauf hingewiesen, dass die Regeneration im Wasser unter anderen und günstigeren Bedingungen verläuft, als bei den Landthieren, und dass so namentlich die dabei auftretenden Verhältnisse leichter unter dem Mikroskop studirt werden können. Bei Siredon nun habe ich die allerjüngsten Stadien der Neubildung des Rückenmarkes verfolgen können, leider allerdings nicht am lebenden Thier, da ja die Untersuchung dieser Verhältnisse mit den grössten Schwierigkeiten verknüpft ist. Wohl aber konnte ich an vortrefflichen Längsschnittserien doch so manches erkennen, was für die Neubildung der Gewebe im Allgemeinen von grossem Interesse sein dürfte.

Durch einen scharfen Schnitt, mag er nun mit der Scheere oder mit dem Rasirmesser geführt sein, muss natürlich, wie sofort einzusehen ist, der Centralcanal des Rückenmarkes mit dem umgebenden Medium in directe Verbindung treten. Während bei den Epithelzellen, wie das bereits weitläufig auseinandergesetzt wurde, eine Quellung der Elemente im Wasser nicht erfolgt, tritt nun an den Elementen des Rückenmarkes insofern eine Veränderung auf, als dessenEpithelzellen, deren Kerne bis dahin ein etwas mehr granulirtes Aussehen hatten, jetzt ebenfalls ihren Kerninhalt vollständig homogen erscheinen lassen, so dass sie etwa 2 Stunden nach der Verwundung von den kugeligen Elementen und den sogenannten Uebergangszellen nicht mehr getrennt werden können; wohl aber erscheinen die Ganglienzellen noch scharf von den übrigen Elementen gesondert, an ihnen ist noch keine bedeutende Quellung zu constatiren, obgleich bei den verletzten Zellen natürlicherweise eine Resorption eintreten muss. Bereits früher machte ich darauf aufmerksam, dass am Wundrande eine starke Auswanderung von Leukocyten stattfindet, und dass diese es sind, welchen vor allen Dingen die Bildung des homogenen, lymphartigen Saumes, welcher zuerst die Wunde bedeckt, zuzuschreiben ist. Das Rückenmark geht nun an meinen Schnitten bis dicht an diesen homogenen Saum heran, und die Elemente, welche es zusammensetzen, lassen sich immerhin noch nach 24 Stunden auch an diesem Saum von einander trennen, dann aber tritt eine bedeutende Wucherung von Kernen auf, und zwar scheint dieselbe auszugehen von den sogenannten Körnern, deren Inhalt völlig homogen und stark lichtbrechend erscheint. Durch Picrocarmin werden diese Elemente ebenfalls stark tingirt, und nun sieht man an diesen nahezu gleich grossen Körnern Kerntheilungen, ohne dass jemals eine Spur von karyokinetischen Figuren constatirt werden konnte, in der Weise auftreten, dass der Kern oder die Körner sich in der bekannten Weise schuhsohlenförmig einschnüren, und dass dann aus beiden Hälften Elemente gleicher Art hervorgehen. Nicht nur eine einmalige Einschnürung glaube ich beobachten zu können, sondern auch eine mehrfache, so dass der Kern sich bei diesem Process nicht nur in 2, sondern auch in mehrere Stücke theilen kann. Es würde dies übereinstimmen mit einigen Theilungsvorgängen im Pollenschlauch der Pflanzen, obgleich bei dieser Theilung meist karyokinetische Figuren beobachtet wurden. Es werden also die Elemente des Rückenmarkes am Wundrande, wie es scheint, wirklich zu Embryonalkernen umgebildet, welche nur einen schmalen protoplasmatischen Saum um sich herum besitzen; gerade das scheint mir ein neues Licht auf die Regenerationsverhältnisse des Rückenmarkes zu werfen, denn wir können diesen hellen Protoplasmasaum, welcher die Kerne umgiebt, als das ernährende Plasma der noch embryonalen Zelle auffassen. Der Kern ist noch nicht im Stande gewesen, Reservenahrungsstoffe in grösserer Menge anzuhäufen und in Folge dessen fehlen die typischen Kerntheilungsfiguren, der Kern bietet uns noch ein homogenes, glänzendes Aussehen dar. Auch in den

Spinalganglien kann man, wenn dieselben auf dem Schnitte getroffen sind, eine Vermehrung der sogenannten Körner beobachten, zwischen denen nur vereinzelte Ganglienzellen noch persistiren.

Die grosse Frage ist nun vor allem die, ob sich an der Bildung der neuen Elemente des Rückenmarkes etwa noch andere Zellen betheiligen, als die Elemente des Rückenmarkes selbst. Zuerst konnte ich mich der Ansicht nicht verschliessen, dass auch die weissen Blutkörperchen, die im Allgemeinen ziemlich schwer von diesen embryonalen Kugeln des Rückenmarkes zu unterscheiden sind, an der Bildung der neuen Elemente theilnehmen. Als mir aber namentlich bei Siredon die bedeutende Proliferation, die in diesen Körnern stattfindet, besonders auffiel, habe ich mich vollständig zu der Ansicht bekehrt, dass die Elemente des neugebildeten Rückenmarkes wiederum aus embryonalen Zellen desselben Organes hervorgehen. Es bleibt nun noch übrig, einige ältere Stadien einer näheren Betrachtung zu unterziehen.

Die Weiterentwickelung des Rückenmarkes habe ich vor Allem an einer Larve von Salamandra maculata sehr deutlich verfolgen können. Es entsteht zunächst aus den kugeligen Elementen, die zuerst den Abschluss des verwundeten Theiles bilden, und die in ihrer Färbung den Leukocyten so ungemein ähnlich sind, ein blastemartiges Gebilde, in welchem die einzelnen Elemente vollkommen gleichartig erscheinen. Sehr bald jedoch tritt eine Differencirung in den den Centralcanal umgebenden Zellen ein: welche sich vor allem dadurch auszeichnen, dass ihre Gestalt länglicher wird, und dass nun auch ein schmaler, protoplasmatischer Theil um sie herum gebildet wird. Somit wird also ein Theil dieser Zellen zu echten Epithelzellen des Centralcanales, während aus den übrigen, wie mir scheint, nur wiederum körnige Elemente hervorgehen, die nicht direct als Epithelzellen betrachtet werden können. Die Bildung der Spinalganglien wird ebenfalls durch eine Proliferation dieser körnigen Elemente eingeleitet; da ich jedoch diesen Vorgang an den älteren Regenerationsstadien von Pleurodeles besser beobachten konnte, soll derselbe dort beschrieben werden. Aus dem Epithel des Centralcanales selbst gehen nun Elemente hervor, welche man oftmals nicht direct als nervöse Elemente bezeichnen kann. So werden z. B. die Ausläufer, welche sich zuerst von den Epithelzellen zur Peripherie des Rückenmarkes hinziehen, nicht als Nervenfasern gedeutet werden können, sie bilden vielmehr ein Stützgewebe, welches in verschiedener Beziehung grösste Aehnlichkeit mit dem Bindegewebe hat, so dass hervorragende Forscher keinen Anstand nahmen, es direct den Bindesubstanzen zuzurechnen. Ein directes Einwandern von Bindegewebskörperchen in das Rückenmark konnte ich weder bei den Larven von Salamandra, noch sonst wo constatiren.

Bei einem 5 Monate alten regenerirten Schwanze von Pleurodeles ist an dem unverletzten Theile das Rückenmark noch ziemlich complicirt gebaut. Ausser dem den Centralcanal umgebenden Ephithel, welches aus mehreren Schichten besteht, sieht man deutlich eine Sonderung zwischen grauer und weisser Substanz, und zwar ist die weisse Substanz noch einmal so stark, als die graue. Diese letztere wird gebildet durch die Ausläufer der Epithelzellen, zwischen welchen nun bipolare und multipolare Ganglienzellen in grösserer Menge eingebettet liegen, deren Ausläufer ebenfalls zur Peripherie hinstreben. Die Spinalganglien haben an diesen Stellen die Hälfte des Durchmessers vom Rückenmark. An der Uebergangsstelle von dem unverletzten in den regenerirten Theil treten nun im Rückenmark neben den normalen, grösseren, stark granulirten Kernen die etwas kleineren stark lichtbrechenden mit homogenem Inhalt auf, wie sie für das regenerirte Rückenmark der Amphibien so characteristisch sind. Der Centralcanal ist umgeben von den bekannten, länglich-ovalen Zellen: er hat noch seine normale Weite, ist rund, und liegt ebenso excentrisch, wie weiter

oben. Abgehende Fasern kann man deutlich noch von den oberen, länglichen Epithelzellen erkennen, die bindegewebige Umgrenzung des Rückenmarkes ist jedoch nicht mehr scharf, sondern die Fasern endigen am freien Rande. Von dieser Stelle habe ich das Rückenmark abgebildet Taf. II Fig. 1. Auch hier ist, wie man sieht, die weisse Substanz noch ausserordentlich mächtig, und übertrifft die graue bedeutend an Masse.

Verfolgen wir die Querschnittserie von der Ansatzstelle des regenerirten Schwanzstückes weiter nach hinten, so erscheint das Rückenmark bald etwas seitlich comprimirt, in Folge dessen der grösste Durchmesser jetzt von oben nach unten liegt; sonst zeigt sich keine bedeutende Veränderung, die weisse Substanz nimmt jedoch von Schnitt zu Schnitt ab. An dieser Stelle sind die Wirbel vertebral sehr unregelmässig, mit vielen Knochenblättern und Platten; die Bögen sind ebenfalls vollständig knöchern. Während das jetzt beginnende knorpelige regenerirte Skelet ziemlich scharf von den alten Wirbeln sich abhebt, ist das beim Rückenmark nicht der Fall, vielmehr geht dasselbe, ganz allmählich kleiner und dünner werdend, in den regenerirten Theil über. Die länglichen Epithelzellen des Rückenmarkes besitzen namentlich nach oben noch deutliche Fortsätze; ausserdem kann man ab und zu auch noch unipolare Ganglienzellen erkennen und kleine Spinalganglien mit grossen Zellen, welche noch innerhalb des Bogens am Rückenmark liegen. Die körnigen Zellen drängen sich immer mehr nach dem Centralcanal und ihre Zahl wird geringer. Nicht immer befinden sich die Spinalganglien in gleicher Entfernung vom Rückenmark, oftmals steht das eine näher, das andere weiter ab. Die Höhle, in welcher das Rückenmark liegt, wird immer enger, das Rückenmark selbst dagegen behält ziemlich genau seine Dimensionen bei, und füllt die früher viel zu grosse Höhle jetzt beinahe vollständig aus. Dieses Stadium wurde mit den Spinalganglien auf Taf. II Fig. 2 abgebildet. Hier sieht man die kugeligen Elemente bereits derartig vermehrt, dass sie die immer noch vorhandenen uni- und bipolaren Ganglienzellen fast vollständig verhüllen und sich namentlich an der Oberseite des Centralcanales derartig ansammeln, dass auch die von den Epithelzellen des Canales ausgehenden Faserzüge ganz verdeckt werden. Allmählich nimmt nun die weisse Substanz immer mehr an Masse ab; es treten dann die kugeligen Elemente in den Hintergrund und zuletzt, kurz vor dem Ende des Rückenmarkes ist nichts weiter zu unterscheiden, als ein einfacher Centralcanal mit dem auskleidenden Epithel.

Bei einem anderen, jüngeren regenerirten Schwanze reicht das Rückenmark nicht ganz bis an das Ende des Schwanzes, sondern tritt erst im 20. Schnitte von hinten auf. Von einem axialen Knorpelgewebe ist hier noch nichts zu erkennen, wohl aber sind die Blutgefässe bereits differenzirt. Das Rückenrohr ist ausserordentlich regelmässig rundlich, der Centralcanal liegt mehr nach unten und ist umgeben von grossen platten Zellen; etwas weiter vorn sehen wir die letzten Endigungen der weissen Substanz, die hier viel weiter nach hinten reicht, als dies beim normalen Schwanze beobachtet wurde.

Ueber die Regeneration des Rückenmarkes bei den Eidechsen und den eidechsenartigen Reptilien sind nur wenige Beobachtungen gemacht worden, da von den älteren Forschern der feine Strang, welcher sich im Innern des regenerirten Knorpelrohres vorfindet, meist übersehen wurde. Die erste Andeutung, dass eine Regeneration des Rückenmarkes auch bei den Reptilien statt hat, finden wir bei *Heinrich Müller*. Pag. 33 habe ich bereits hierauf hingewiesen und besonders betont, dass es *Müller* gelungen war, im regenerirten Rückenmark nervöse Elemente zu erkennen und zwar feine markhaltige Nervenfasern sicherer, als Ganglienzellen. Auch dass die Spinalganglien fehlen,

hatte *Müller* bereits sehr richtig bemerkt, so das bei Lacerta, Gecko und Anguis niemals das Knorpelrohr durch heraustretende Nervenfasern unterbrochen ist.

Im Gegensatz zu *Müller* sprieht *Gegenbaur*[1]) dem neugebildeten Rückenmarke jede nervöse Function ab, vor allen Dingen weil er niemals regelmässige Communicationen vom Canal des Knorpelrohres nach Aussen durchgehen sieht. Dass *Gegenbaur* sich *Heinrich Müller* gegenüber im Unrecht befindet, geht schon, wie erwähnt, daraus hervor, dass er nur gröbere Präparationsmethoden anwandte, vermöge deren so zarte Verhältnisse nicht genau zu erkennen sind. Eine Arbeit ist es noch, auf die ich jetzt verweisen muss: nämlich die von *Giuliani.*[2]) *Giuliani* hat, ebenfalls nicht erkannt, dass das regenerirte Rückenmark dem Ende des normalen morphologisch gleichwerthig ist, denn da auch er keine Spinalganglien von ihm abgehen sah, schloss er sich der Ansicht *Gegenbaur*'s an. Seine Abbildung Taf. 13, Fig. 11 giebt ein ungefähres Bild dieser Verhältnisse auf dem Querschnitt, ist aber doch auch wiederum zu schematisch gehalten, als dass man weitere Folgerungen daraus ziehen könnte.

Ich habe deshalb versucht, möglichst viele Regenerationsstadien des Reptilienrückenmarkes zu untersuchen, und vor allen Dingen auch verschiedene Arten. So habe ich denn gefunden, dass bei Hemidactylus frenatus, allerdings bei einem Exemplar, welches nicht mehr so ganz tadellos erhalten war, (wie auch schon aus der genau nach der Natur gezeichneten Abbildung zu erkennen ist), dass sich hier nur der Centralcanal des Rückenmarkes mit dem Epithel regenerirt hat; und zwar besteht dieses Epithel nur aus einer einfachen Lage von langgestreckten Zellen, deren Kerne sich distal und kranzförmig anordnen, so dass sie das umgebende Bindegewebe fast berühren.

Diese einfache Zellenlage findet sich auch in den ersten Regenerationsstadien bei Eidechsen vor. Hier ist also von nervösen Elementen noch gar keine Spur zu entdecken, weder Ganglienzellen, noch Nervenfasern. Dieses Rückenmark habe ich in Tafel III, Figur 8 möglichst naturgetreu darzustellen versucht.

Ein weiteres Präparat, von Lacerta muralis genommen, zeigt mir im regenerirten Rückenmark ebenfalls nur den Centralcanal, der sogar auffällig weit ist, und um ihn herum die einschichtige Epithellage, deren Kerne jedoch hier dem centralen Rande fast angelagert sind. Ausserdem lassen sich einige feine Pünktchen, welche zwischen den Epithelzellen erscheinen, vielleicht schon als Querschnitte blasser, zwischen den Epithelzellen verlaufender Nervenfasern deuten. Von weiteren nervösen Elementen ist auch hier noch keine Rede. (Taf. III, Fig. 3).

Bei Phyllodactylus europaeus sind die Verhältnisse in einem ziemlich vollständig regenerirten Schwanze folgende: Der Centralcanal hat kein besonders grosses Lumen, und ist auch von keinem eigentlichen, scharf abgegrenzten Epithel umgeben. Vielmehr finden sich die Kerne der Epithelzellen in verschiedene Lagen zerstreut, bald birnförmig ausgezogen, bald rundlich, grösser und kleiner und ziemlich dicht gedrängt stehend vor. Das Rückenmark ist umgeben von einem fibrillären Bindegewebe, das öfter blasige Auftreibungen bildet; auch finden sich hier bereits zwischen den einzelnen Zellen des Rückenmarks Vacuolen, wie sie in grösserer Menge bei den später zu beschreibenden Reptilienarten auftreten. Der ganze Schnitt, den ich Taf. III, Fig. 7 abgebildet habe, macht den Eindruck, als ob eine rege Proliferation an den dort getroffenen Stellen stattfände; man kann

[1]) l. c. pag. 31.
[2]) l. c.

jedoch von specifischen Theilungsfiguren nichts erkennen, obgleich einige der Kerne eine nierenförmige Einschnürung zeigen. Auch hier sind wieder stark lichtbrechende Punkte, wenn auch in geringer Anzahl vorhanden, die nur als Querschnitte von Nervenfasern gedeutet werden können; Ihre Lage ist meist eine periphere. Kernkörperchen kann ich in den Zellen nicht nachweisen; dagegen ist allen eine feine Körnelung eigen, weshalb die Mehrzahl durch Pierocarmin stark tingirt wird.

Wieder anders zeigen sich die Verhältnisse in einem alten, vollkommen regenerirten Schwanze von Platydactylus verus. Einen Querschnitt durch das Knorpelrohr mit den Geweben, die es umschliesst, habe ich Tafel I, Figur 2 abgebildet. Dasselbe Rückenmark, welches hier als kleines rundliches Körperchen mit RM bezeichnet erscheint, ist nun auf Tafel III, Figur 6 bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Bei diesem Rückenmark fällt vor allem auf die grosse Menge der Vacuolen, die kaum als secundär durch die Präparationsmethode entstanden gedacht werden können, da der betreffende Schwanz sonst gut erhalten war. Die Zellen des Epithels umgeben den Centralcanal nicht in der typischen Weise, wie das von Hemidactylus beschrieben wurde, sondern ordnen sich derartig an, dass sie mehr nach der einen Seite hin gedrängt erscheinen, und zwar nach oben. Vor allen Dingen aber liegt der Centralcanal nicht mehr in der Mitte, sondern erscheint bedeutend nach unten gerückt. Eine feine Punktsubstanz lässt sich überall zwischen den Epithelzellen und den andern aus ihnen hervorgehenden und gleich zu besprechenden Zellen erkennen. Auch hier haben wir es wohl mit quergeschnittenen blassen Nervenfasern zu thun. Dass eine rege Proliferation der Epithelzellen stattgefunden hat, zeigen die häufig vorhandenen randständigen Kerne, die oftmals noch eine birnförmige Gestalt haben. Ferner sieht man von den einzelnen Zellen, die mehr distal gelegen sind, unzweifelhaft Fasern ausgehen, die sich am Rande des Rückenmarkes umzubiegen scheinen. Der Centralcanal ist ebenfalls ausserordentlich klein; viel kleiner, als einzelne der besprochenen Vacuolen. Das Bindegewebe, welches das Rückenmark als Scheide umgiebt, besteht nur aus einer feinen Lage von Zellen, in denen Kerne nicht nachgewiesen werden können.

Bei Lacerta ocellata sehe ich ebenfalls die Zellen, welche den Centralcanal umgeben, mit ziemlich stark tingirten Ausläufern versehen, daneben sind am distalen Rande viele stark lichtbrechende Körnchen vorhanden, wie sie auch bei den Urodelen vorkommen und daselbst beschrieben sind. Während die Kerne der Epithelzellen stets ein oder zwei, hier sehr deutlich hervortretende Kernkörperchen aufweisen, ist bei diesen Kernen, die dazu noch eine sehr verschiedene Grösse besitzen, nichts von denselben zu bemerken. Gerade an diesem Präparat nun glaube ich den Uebergang der oft besprochenen, stark lichtbrechenden Körner (Z) in die Kerne der späteren Ganglienzellen nachweisen zu können: Es zeigen sich nämlich an dem distalen Rande auch einige Kerne, die im übrigen noch stark lichtbrechend, doch bereits ein Kernkörperchen besitzen und sich mit einem Protoplasmahof umgeben haben. (Taf. III, Fig. 9). Ausserdem zeigt sich auf diesem Querschnitt ein starkes Maschennetz, zwischen welchem sich Vacuolen in grosser Anzahl vorfinden; ferner auch jene feinen Pünktchen, die den ebenfalls bereits geschilderten Querschnitten entsprechen. Noch deutlicher als an diesem Präparat, sieht man an dem in Taf. III, Fig. 10 abgebildeten Querschnitt des regenerirten Rückenmarkes von Anguis fragilis, dass das Epithel, welches den hier sehr weiten Centralcanal umgiebt, nicht continuirlich dieselben Zellen zeigt, sondern dass zwischen den einzelnen Epithelzellen mit länglichen Kernen sich nun bereits solche eingeschoben, die einen reichen Protoplasmahof um sich gesammelt haben. Während auch die Kerne der Epithelzellen noch kein

Kernkörperchen besitzen, haben diese letzteren eigentlich schon als Ganglienzellen zu bezeichnenden Gebilde ein Kernkörperchen differencirt.

Das Maschenwerk, welches den übrigen Theil des Rückenmarksrohres erfüllt, ist nicht so deutlich, wie bei Lacerta ocellata: dagegen findet sich hier eine Menge von feinen Pünktchen, die den optischen Ausdruck quergeschnittener Nervenfasern darstellen, namentlich an der Peripherie vor. Das umgebende Bindegewebe ist so stark mit Pigment infiltrirt, dass man kaum im Stande ist, die Kerne des ausserordentlich mächtig entwickelten Gewebes zu erkennen.

Aus allen diesen Befunden scheint mir unzweifelhaft hervorzugehen, dass die frühere Ansicht, welche in dem regenerirten Rückenmarke nur die Fortsetzung des filum terminale sah, und die namentlich auch noch von *Giuliani* vertreten wird, nicht ganz richtig ist. Wir haben es hier vielmehr mit einem Gebilde zu thun, das unzweifelhaft nervöser Natur ist, da nicht nur Nervenfasern, sondern auch schon vollständig ausgebildete Ganglienzellen in demselben nachgewiesen werden können. Dass nun dieses Gebilde auf einer so ausserordentlich niedrigen Stufe der Entwickelung stehen bleibt, dass es nicht einmal zur Weiterentwickelung der Nervenelemente kommt, wie dies bei den Salamandrinen der Fall ist, hat seinen Hauptgrund wohl darin, dass es von dem Körperparenchym vollständig durch das immerhin sehr widerstandsfähige Knorpelrohr abgeschlossen ist; denn niemals habe ich auch nur eine Andeutung von einer Bildung der Spinalganglien gesehen. Es sind hier Wachsthumsvorgänge nur nach einer Richtung hin möglich, die der Längsaxe des Thieres entspricht: von einer seitlichen Abzweigung von Nervenfasern ist keine Spur zu erkennen.

Trotz alledem aber müssen wir dieses Organ doch als ein nervöses Centralorgan ansehen, wenigstens morphologisch; denn physiologisch ist allerdings dieser Vergleich nicht mehr durchzuführen. Obgleich also die Tendenz zur Regeneration dem Rückenmark der besprochenen Reptilien noch zukommt, ist doch die Regenerationsfähigkeit dieses Organes nicht mehr so gross, wie bei den Salamandrinen und Ichthyoden, die ein dem normalen vollständig ähnlich gebautes Rückenmark wiederzuerzeugen im Stande sind. Trotz der eintretenden Regeneration haben wir es schon mit einem in der Degeneration begriffenen Organe zu thun, und die Structurverhältnisse, welche wir kennen lernten, passen vortrefflich zu der von *Darwin* ausgesprochenen Ansicht, dass degenerirende Organe sehr wandelbar in ihrer Structur sind, da ihre einzelnen Theile nicht mehr durch den Zwang einer ununterbrochenen Functionirung in strenger gegenseitiger Abhängigkeit von einander stehen.

Diese Wandelbarkeit des regenerirten Rückenmarkes der Reptilien ist so gross, dass nun in einem Knorpelrohr nicht nur ein Rückenmark wiedererzeugt werden kann, sondern dass oftmals mehrere Centralcanäle sich nebeneinander vorfinden, ganz ähnlich wie bereits die Bildung von doppelten Schwänzen und überzähligen Fingern beschrieben worden ist. Solche Divertikel des Centralcanales, die sehr häufig sich am Ende des Schwanzes vorfinden, habe ich Taf. III, Fig. 5 von Lacerta agilis abgebildet.

Die Cardinalfrage bei der Regeneration des Rückenmarkes ist nun folgende: Woraus regeneriren sich die Elemente des neugebildeten Centralorganes? Wir wollen sehen, ob wir zur Lösung dieser Frage, die an die schwierigsten histogenetischen Probleme streift, aus unseren Präparaten einiges Material herbeibringen können.

Vor allem muss festgehalten werden, dass eine Neubildung des Rückenmarkes nach embryonalem Typus für nicht gut möglich anzusehen ist, denn niemals wird man einen directen

Zusammenhang der Elemente des Centralorganes mit der neugebildeten Epidermis erkennen können. Diese letztere ist vielmehr, wie bereits früher erwähnt, oftmals schon in fast völlig normaler Weise regenerirt, wenn aus dem Rückenmark erst ein kurzer Kegel hervorgewachsen ist. Nicht selten treten auch gerade in der Verlängerungsaxe des Rückenmarkes in der Epidermis die bekannten Blasenbildungen auf, wie bei den Froschlarven und Siredon beschrieben wurde.

Der zweite denkbare Fall wäre der, dass die Rückenmarkselemente sich aus dem am Wundrande auftretenden embryonalen und undifferencirten Blastem entwickelten. Dann wären also embryonale Bindegewebszellen und Leukocyten als die Bildner des neuen Organes zu betrachten.

Der dritte und plausibelste Fall wäre der, dass die Elemente des durchschnittenen Rückenmarkes am Wundrande sich zu Embryonalzellen umwandelten, und dass durch eine intensive Proliferation nun die Neubildung vor sich ginge. Hier stossen wir jedoch sofort auf eine andere Frage: Wie verhalten sich denn die verschiedenen Elemente des Centralorganes zu einander? wie verhält sich das Epithel des Centralcanales zu den embryonalen Ganglienkugeln und zu dem bindegewebigen Gerüst, dass die später auftretende weisse Substanz durchsetzt? Diese Frage zu entscheiden, dürfte nicht so leicht sein, die Lösung würden wir nur in den allerfrühesten Stadien der Regeneration finden, und diese sind bekanntlich sehr schwer zu fixiren; besonders muss man sich von Kunstproducten, die durch die Präparationsmethoden häufig hervorgerufen werden, nicht täuschen lassen. Am frischen Object ist von diesem Regenerationsvorgang so viel wie nichts zu erkennen, da die darüber liegenden Epidermiszellen den Einblick unmöglich machen; man muss also conserviren, und dann auf Quer- oder besser Längsschnitten untersuchen. Mir stehen von Tritonen und Siredon wenigstens die allerjüngsten Stadien in solchen Serien zur Verfügung, so dass ich es wohl unternehmen kann, auch diese so schwierigen Punkte hier einer Erörterung zu unterziehen.

Was die Wachsthumsverhältnisse des normalen Rückenmarkes bei den Amphibien anbelangt, so hat man bisher allgemein angenommen, dass aus dem Epithel des Centralcanales bei der Weiterentwickelung nur wiederum Epithelzellen hervorgehen, und dass die Ganglienzellen, welche sich in frühen Stadien bereits vom Epithel gesondert haben, nun ebenfalls durch Proliferation neue Ganglienzellen erzeugten, wie die Bindegewebskörper neue Bindegewebszellen. Ist es nun schon bei dem normalen Rückenmark schwierig, Ganglienzellen und Bindegewebskörper von einander zu trennen, so erfordert die Scheidung der Elemente bei der Regeneration, wo diese sämmtlich noch embryonal sind, noch viel mehr Vorsicht. Das Epithel wird embryonal, die Ganglienzellen werden embryonal, und ebenso die Bindegewebszellen; es kann von einer scharfen Grenze zwischen diesen Elementen, wie mir jeder zugestehen wird, keine Rede mehr sein. Nach der ebenerwähnten Thatsache scheint es, als ob die Frage nach der Herkunft der neuen Zellen durch Untersuchung von Regenerationsstadien nicht entschieden werden könnte: wir wollen sehen, ob dem so ist.

Bereits bei den Reptilien ist erwähnt worden, dass der Centralcanal mit seinem Epithel sich vor allen anderen Geweben des Rückenmarkes regenerirt. Auch bei den Amphibien finden wir ähnliche Verhältnisse.

Der Punctus saliens, auf den es bei der Regeneration des Rückenmarkes ankommt, ist unbedingt die Frage, ob aus dem Epithel des Centralcanales, das, wie wir ja gesehen haben, sich bei allen Formen zuerst regenerirt, nun auch später die übrigen Elemente des Rückenmarkes hervor-

gehen können. *Klaussner* [1]) geht bei der Betrachtung des normalen Rückenmarkes von Proteus anguineus so weit, dass er pag. 30 seiner Arbeit ausspricht: „Es lässt sich nicht bezweifeln, dass dem mächtigen Epithel um den Centralcanal des Proteus die Bedeutung eines centralen Nervenapparates zukommt," und so weist er denn auch mit ziemlicher Sicherheit nach, dass aus dem Epithel die sämmtlichen übrigen Theile der grauen Substanz des Rückenmarkes sich herausbilden; ein Befund, der zu den früheren Anschauungen in directem Widerspruch steht.

Betrachten wir jedoch die embryonalen Verhältnisse des Rückenmarkes, wie sie von *Hensen* [2]) und *His* [3]) angegeben sind, so finden wir, dass allmählich doch diese von *Klaussner* weiter ausgeführte Ansicht das Uebergewicht zu erlangen scheint; denn auch *His* bildet in Fig. 4 und 5 Präparate ab, welche keinen Zweifel darüber aufkommen lassen, dass ursprünglich, bevor noch die Scheidung der Medullarplatte eingetreten ist, sämmtliche Embryonalzellen des Rückenmarkes im Stande sind, Ausläufer zu entsenden, welche sich am peripheren Rande in ein protoplasmatisches, vacuolenreiches Netzwerk auflösen. Gerade diese ersten Stadien, welche *His* abbildet, stimmen so ausserordentlich gut überein mit den Verhältnissen, wie ich sie am Rückenmark in regenerirten Schwänzen von Eidechsen constatiren konnte, dass man an der Identität beider Bilder nicht zweifeln kann.

Was das Auftreten der weissen Substanz anbelangt, so kann dieselbe bei den Lacertiden und Ascalaboten auf keinem bestimmten Stadium entstanden gedacht werden. Es tritt vielmehr mitunter bei der einen Species, sogar bei dem einen Exemplar schon sehr früh ein wirklicher Nervenfaden auf, während bei anderen noch in späten Regenerationsperioden keine Spur von weisser Substanz nachgewiesen werden kann, wie z. B. bei Phyllodactylus europaeus. Während bei der normalen Bildung des Rückenmarkes kaum ein Zweifel über die Herkunft der Nervenelemente bestehen kann, mögen sie nun aus dem Epithel des Centralcanales oder durch Vermehrung der abgespaltenen Aussenfläche des Medullarrohres hervorgehen, so tritt bei der Regeneration noch die fernere Schwierigkeit hinzu, zu entscheiden, ob die betreffenden Nervenelemente nun nicht weiter durch Wachsthum in der longitudinalen Richtung sich vermehren könnten, ob also die an der Schnittfläche vorhandenen ausgebildeten und typischen Ganglienzellen im Stande sind, sich durch Umwandlung in Embryonalzellen wiederum zu theilen und in die neugebildete Rückenmarkssubstanz hineinzuwachsen oder rasch ihre Abkömmlinge dort hineinwachsen zu lassen. Diese Frage zu entscheiden, ist naturgemäss ausserordentlich schwer; jedoch können wir bei der Regeneration des Rückenmarkes bei den Amphibien constatiren, dass oftmals ein mehrere Millimeter langer Centralcanal mit dem Epithel im regenerirten Schwanztheil sich neugebildet hat, der sich scharf von dem vorher vorhandenen Theil des Rückenmarkes abhebt, so scharf, dass oftmals an der Ansatzstelle eine Art von Knoten entsteht, während von weisser Substanz und von eigentlichen typischen Ganglienzellen noch keine Rede ist. Dann sehen wir am proximalen Rande allmählich die Epithelzellen sich vermehren, und sich erst in mehrere Lagen übereinander häufen; es treten kugelige Elemente auf und schliesslich typische Ganglienzellen.

---

[1]) *F. Klaussner:* Das Rückenmark des Proteus anguineus. München 1883. Separatabdruck.

[2]) *Hensen*: Betrachtungen über Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift f. Anat. u. Entw. Gesch. v. *His* und *Braune*. Bd. I. 1876.

[3]) *His:* Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1883. pag. 163, ff.

Ich glaube zu dem Schluss berechtigt zu sein, namentlich, wenn wir die Verhältnisse im normalen Rückenmarke des Proteus im Auge behalten, wie sie von *Klaussner* geschildert worden sind, dass hier das Epithel als Matrix für die sämmtlichen Nervenelemente der grauen Substanz anzusehen ist, und dass eine Einwanderung von Ganglienzellen aus dem normalen Theile des Rückenmarkes als ausgeschlossen zu betrachten ist. Ich verweise vor allem auf die vorher beschriebenen Längsschnitte durch das Rückenmark von Pleurodeles und Siredon.

6. Peripherisches Nervensystem.

Ich beginne bei der Betrachtung der Regeneration des peripherischen Nervensystems mit der Schilderung der Verhältnisse bei den Reptilien. Wie oben bereits gesagt wurde, regenerirt sich das Rückenmark nicht vollständig, und vor allen Dingen fehlen einmal die Spinalganglien ganz. Dafür muss eine gewisse Compensation eintreten, da der neugebildete Schwanz doch immerhin ein bedeutendes Stück des Körpers repräsentirt, und auf diese oder jene Weise mit Nerven versorgt werden muss.

Schon den älteren Experimentatoren ist es aufgefallen, dass Stücke eines regenerirten Schwanzes, die unterhalb der ersten Bruchstelle wiederum amputirt wurden, nicht mehr die automatischen Bewegungen machten, wie sie am zuerst verloren gegangenen normalen Theile stets beobachtet werden können. Diese automatischen Bewegungen sind wohl einem Jeden bekannt, der jemals eine Eidechse gefangen hat; denn es kommt ja gar zu häufig vor, dass auch bei der grössten Vorsicht einzelne dieser zierlichen Thierchen beim Ergriffenwerden ihren Schwanz einbüssen. Forschen wir nun nach dem Grunde dieser eigenthümlichen Beweglichkeit des verlorenen Theiles, so werden wir beim normalen Schwanze histologisch wenig nachweisen können, nur wird die starke Innervation sofort in die Augen fallen.

Die Spinalganglien mit den von ihnen abgehenden Nervensind zu verfolgen bis fast an das letzte Stück des normalen Rückenmarkes, von wo aus dann das sogenannte filum terminale *Giuliani's* ausgeht. Von jedem dieser Spinalganglien gehen starke und reich verzweigte Nerven nach den Muskeln, der Cutis und zur Haut. Damit ist jedoch noch durchaus nicht erklärt, weshalb die automatischen Bewegungen nach der Trennung vom Thierkörper eintreten, denn ganz ebenso stark innervirte Partieen von anderen Thieren besitzen diese Fähigkeit nicht in demselben Masse, wie man sich leicht an dem abgeschnittenen Schwanze der Salamandrinen und Ichthyoden überzeugen kann. Es muss also ein besonderes Centrum für diese Bewegungen, die ja wohl hauptsächlich Reflexbewegungen sind, im Rückenmark selbst vorhanden sein; histologisch dasselbe nachzuweisen, gehört vor der Hand jedoch zu den Unmöglichkeiten.

Betrachten wir die Verhältnisse des regenerirten Schwanzes, so sehen wir hier an Stelle des ausgebildeten und hochorganisirten Rückenmarkes einen einfachen, mit Epithel ausgeklei-

deten Centralcanal, verschwindend geringe weisse Substanz, und ab und zu sporadisch einmal eine Ganglienzelle auftreten. Jeder Querschnitt durch den regenerirten Schwanz einer Eidechse oder eines Ascalaboten belehrt uns aber, dass nun die peripherischen Nerven in ausserordentlicher Stärke vorhanden und auch numerisch beträchtlich vermehrt sind. Diese peripherischen Nerven liegen ausserhalb des regenerirten Wirbelrohres und sind in der Nähe des normalen Theiles am stärksten, um dann nach hinten verlaufend allmählich schwächer zu werden. Will man diese Verhältnisse genauer studiren, so muss man Querschnittserien anfertigen, die am besten von hinten nach vorn zu betrachten sind.

Bekanntlich liegt um das regenerirte Wirbelrohr herum, gerade wie um das normale Wirbelsystem, ein Fettkörper, und in diesem Fettkörper sehen wir bei Platydactylus facettanus 20 grosse Nervenstämme um das Knorpelrohr herumliegend, die auf dem Querschnitte fast alle eine rundliche Gestalt zeigen. Sämmtliche Nervenstämme sind dicker, als das regenerirte Rückenmark, einzelne sogar noch einmal so gross. Auch bei Platydactylus verus finden sich dieselben Verhältnisse, die ich hier an einer unterbrochenen Schnittserie bis zum Uebergang in den normalen Theil verfolgen kann. Der regenerirte Schwanz, von dem ich diese Schnitte angefertigt habe, war 15 cm lang; es war deshalb unmöglich, ihn ganz in Schnitte zu zerlegen; deshalb habe ich von Centimeter zu Centimeter einige Schnitte herausgenommen, und nur den letzten Centimeter vollständig benutzt, so dass der Zusammenhang mit dem normalen Theil studirt werden konnte. Lassen wir das Schwanzende vorläufig ausser Acht, und betrachten wir die Uebergangsstelle, so finden wir hier das Rückenmark noch fast normal gebaut; obgleich die graue Substanz hier schon etwas reducirt ist und die Ganglienzellen unregelmässiger angeordnet liegen, als im vollständig normalen Theil. Der Wirbelkörper ist an dieser Stelle durch Markhöhlen bereits etwas verändert, jedoch von dem Auftreten des Wirbelrohres noch keine Spur zu erkennen. Die oberen Bögen, welche das Rückenmark umgeben, sind häutig; vom Rückenmark hat sich die Pia abgehoben, wie es schon von der Uebergangsstelle von Pleurodeles Waltlii geschildert wurde; auch die Dura hat sich gelockert und ist nur noch an der Basis des Rückenmarkes in innigem Zusammenhang mit der Pia. An dieser Stelle finden sich nun jederseits drei grosse Nervenstämme ausserhalb der Dura liegend; Nervenstämme, welche den normalen Theilen vollständig fehlen; 5 davon liegen ausserhalb der Dura, sich dieser dicht anschmiegend, der linke oberste jedoch befindet sich zwischen Pia und Dura. Ausserhalb der oberen Bögen liegen jederseits noch 3—4 grosse und dicke Nervenstränge, in denen namentlich die Kerne der *Schwann'schen* Scheide stark ausgeprägt sind, und durch die Methylviolettfärbung besonders hervorgehoben werden. Die Axencylinder sind stark lichtbrechend, die Marksubstanz gering, aber durch die Praeparation ganz ausgezogen, so dass an ihrer Stelle ein Hohlraum sich befindet.

Leider konnte ich die Frage nach der Herkunft dieser starken Nervenstränge, welche ja unbedingt hier aufgeworfen werden muss, an diesem Präparate nicht entscheiden, da ich zu wenig von dem normalen Theil mit in den Bereich meiner Beobachtungen gezogen hatte und mir das Exemplar selbst leider nicht mehr zur Verfügung steht, um weitere Studien daran zu machen. Dagegen will ich nun die Verhältnisse bei Phyllodactylus europaeus schildern, von dem ich vollständig den Uebergang in allen Stadien auf meinen Schnitten verfolgen konnte.

Bei einem ca. 1 cm langen, regenerirten Schwanze von Phyllodactylus europaeus finden sich am letzten Theile noch vollständig embryonale Verhältnisse, die weiter oben zum Theil ihre Besprechung

gefunden haben. Dann treten neben dem Wirbelrohre, das noch durchweg knorpelig ist, die Anlagen des Fettkörpers, der Muskulatur der Cutis und der bindegewebigen Stränge auf; innerhalb des Fettkörpers, der noch vollkommen embryonalen Typus hat, und dessen Zellen noch grosse protoplasmareiche Kerne besitzen, liegen dann die letzten Endigungen der peripher verlaufenden grossen Nervenstämme. Diese rücken, je weiter sie nach vorn verlaufen, immer näher an den Wirbelcanal heran, einzelne derselben vereinigen sich, so dass sie von einer gemeinsamen Scheide umgeben werden, oftmals 3—4, und zuletzt liegen sie an der Uebergangsstelle des regenerirten in den normalen Theil fast dem Wirbelsystem an. Sie endigen in den letzten Spinalganglien des stehengebliebenen Schwanztheiles, die sich durch eine ganz besondere Grösse auszeichnen. Nicht nur die von diesen Spinalganglien ausgehenden Nerven sind bedeutend stärker, wie das im normalen Theile der Fall ist, sondern auch die Wurzeln, welche aus dem lezten Theile des Rückenmarkes in diese Spinalganglien hineinstrahlen. Die einzelnen Faserzüge der Wurzeln sind nicht nur verdickt, sondern auch an Zahl vermehrt, so dass es oftmals den Anschein hat, als ob starke Nerven direct aus dem Rückenmark heraustreten. Diese Wurzeln verlaufen zuerst der dorsalen und ventralen Seite des Rückenmarkes parallel, ihre Endigungen sind zu suchen an der fissura superior und inferior; zu bemerken ist dabei, dass die fissura superior bei den Reptilien fast noch schwächer ausgebildet ist, als bei den Amphibien. Nachdem diese Wurzeln die Häute des Rückenmarkes durchbrochen haben, vereinigen sie sich und gehen durch die foramina der neuralen Bögen hindurch, um mit einer bindegewebigen Scheide umgeben in die Spinalganglien einzutreten. Ein Uebersichtsbild über die gesammten hier geschilderten Verhältnisse habe ich auf Taf. III in Fig. 4 abgebildet.

Werfen wir nun einen Blick auf die physiologischen Erscheinungen, die eventuell hierdurch eine Erklärung finden könnten. Ebenso bekannt, wie die früher erwähnten Eigenthümlichkeiten am regenerirten Schwanz war bereits die Thatsache, dass die automatischen Bewegungen des amputirten regenerirten Theiles nicht aufhörten, wenn noch ein kleines Stück des normalen Schwanzes demselben anhing. Bereits *Heinrich Müller* hat dies beschrieben, aber nicht zu erklären gewusst, und auch *M. Giuliani*, dem wir die letzte Arbeit über das regenerirte Rückenmark der Eidechsen verdanken, schliesst mit den Worten:

È ovvio il fatto che staccando la coda ad una lucertola, questa presenta in modo esagerato i movimenti riflessi. Ora staccando varie code riprodotte, alcune delle quali avevano la lunghezza di dieci centimetri, io non mi sono potuto accorgere mai di alcun movimento, anche doppo forte irritazione con un ago; però quando insieme alla parte riprodotta ho portato via una porzione anche piccolissima della coda primitiva, i movimenti riflessi erano sensibili come nelle code normali, e ciò perchè allora trovavasi ancora in questa porzione staccata l'ultima parte del midollo spinale, nel quale si trova il centro dei movimenti riflessi della coda riprodotta.

Eine Erklärung dieser Thatsache weiss er ebenso wenig zu geben, wie *Heinrich Müller*, obgleich ihm schon die grossen peripherischen Nervenstränge aufgefallen waren, welche *Heinrich Müller* vollständig übersehen zu haben scheint.

Es findet sich also nach *Giuliani* das Centrum der Reflexbewegungen in dem letzten Theile des Rückenmarkes; warum aber, und aus welchen morphologischen Gründen, das hat auch dieser Forscher nicht erkannt. Nach den von mir eben dargestellten Verhältnissen, wie ich sie bei den Ascalaboten ganz besonders, in ähnlicher Weise auch bei Lacerta agilis, Anguis fragilis und Senira bicolor auftreten sah, wird es uns jedoch nicht schwer werden, aus den gefundenen morphologischen

Verhältnissen auf die physiologische Function zu schliessen, welche die letzten Spinalganglien für den regenerirten Schwanz zu übernehmen haben.

Sie sind die einzigen Ganglien, repräsentiren die einzigen Relais, welche wir im Verlaufe der starken und vielfach verzweigten Nerven im regenerirten Schwanze antreffen, und deshalb kann es nicht wunderbar erscheinen, wenn hier eine besondere Hyperplasie der Gewebe eintritt, durch welche sowohl eine Vermehrung der Ganglienzellen als auch der Nervenfasern bedingt wird. Diese letzten Spinalganglien würden demnach auch physiologisch für die Centren der automatischen Bewegungen aufzuführen sein, und nicht eigentlich das Rückenmark selbst.

Wie entstehen nun die Spinalganglien bei den Amphibien? Unmöglich können sie sich in derselben Weise bilden, wie beim Embryo das geschieht. Denn hier sehen wir, dass nach den neueren Beobachtungen von *His*, *Hensen*, *Balfour*, *Marshall*, *Kölliker* und *Sagemehl*, wenn wir den Darstellungen von *His* folgen wollen, als erste Andeutung der Spinalganglien ein sogenannter Zwischenstrang entsteht, der aus den an das Medullarrohr angrenzenden Theilen des Hornblattes hervorwuchert. Dieser Zwischenstrang ist nach *His* anfänglich eine zusammenhängende Leiste, jedoch von Stelle zu Stelle mit stärker entwickelten, tiefer zwischen Urmark und Wirbel herabragenden Theilen; gliedert sich aber später, während er vom Hornblatt sich löst, in einzelne Stücke, die Spinalganglien, ab, die erst nachträglich dann sich mit dem Marke verbinden. In seinem Aufsatze über das peripherische Nervensystem [1]) und in der Anatomie menschlicher Embryonen [2]) ist *His* noch entschieden dafür eingetreten, dass die Nervenfasern aus den Zellen des ursprünglich faserfreien Medullarrohres, beziehungsweise aus den Ganglienzellenanlagen hervorwachsen. *His* wendet sich auch in seiner neuesten Publication: Ueber das Auftreten der weissen Substanz und Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen [3]) besonders gegen die von *Balfour* und seinem Schüler *Marshall* aufgestellte Ansicht, dass die Nervenfasern direct aus Zellcomplexen entstehen sollten. Auch *Sagemehl* [4]) hat im Sinne von *His* die Hypothese *Balfour's* und *Marshall's* zurückgewiesen.

Mag nun die Platte, aus welcher die Spinalganglien später hervorgehen, aus dem bereits differencirten Theile des Medullarrohres, oder mag sie aus dem Hornblatt direct ihren Ursprung nehmen, immer ist sie so gelagert, dass ihre ursprüngliche Entstehung an der Stelle zu suchen ist, an der das Medullarrohr in das Hornblatt übergeht.

In dieser Weise können nun unmöglich die Spinalganglien des regenerirten Rückenmarkes entstehen, da ein Zusammenhang mit dem Hornblatt hier absolut nicht nachzuweisen ist. Es muss also eine andere Bildungsweise stattfinden, und auf diese wollen wir jetzt einen kurzen Blick werfen. Schon im normalen Schwanze ist es bei den langschwänzigen Salamandrinen und auch Perennibranchiaten nicht möglich, dass die ganze Reihe der Spinalganglien bis zum letzten Ende des Schwanzes in der eben beschriebenen Weise angelegt wird, denn es wächst der Schwanz nach Abschluss des embryonalen Lebens, nachdem also längst eine Trennung der verschiedenen Organsysteme stattgefunden hat, in ausgiebiger Weise noch weiter, um seine definitive Länge zu erreichen.

Ich habe bereits erwähnt, dass bei dem normalen Rückenmark sowohl, wie bei dem rege-

---

[1]) Archiv f. Anat. u. Physiol. 1880. pag. 474.
[2]) 1. Theil, pag. 40.
[3]) Archiv f. Anat. u. Physiol. 1883. pag. 163.
[4]) Untersuchungen über die Entwickelung der Spinalnerven. Dissert. Dorpat. 1882. pag. 20.

nerirten, die letzten Spinalganglien sich stets innerhalb der neuralen Bögen vorfinden, und noch nicht aus denselben hinausgerückt sind. Verfolgen wir nun die Spinalganglien bis zum Ende des Schwanzes, so finden wir sie schliesslich in directem Zusammenhang mit den Zellen des Rückenmarkes, bis endlich die allerletzten nur als kleine Auswüchse der Epithelzellen des Centralcanales sich erweisen. Von diesem stammen sie unzweifelhaft ab, und soweit wird auch die ontogenetische Entwickelung bei der Regeneration wie im normal wachsenden Schwanzende recapitulirt. Aber die erste Bildung der Spinalganglien wird nun nicht mehr durch das Auftreten einer ungegliederten Platte eingeleitet, welche am oberen Theile des Rückenmarkrohres sich anlegt, sondern gerade an der entgegengesetzten oder doch fast gegenüberliegenden Seite des Rückenmarkes finden sich segmentweise, d. h. den Wirbelsegmenten entsprechend, Vermehrungen der Epithelzellen, aus denen die nervösen Elemente der Spinalganglien hervorgehen.

Da in der Litteratur meines Wissens nichts bekannt ist, so will ich die von mir am normalen Schwanze von Proteus gefundenen Verhältnisse hier kurz darstellen. Das Nervensystem von Proteus besitzt auch, wenn man von hinten nach vorn eine Querschnittserie betrachtet, die Gestalt eines einfachen Centralcanales mit durch Picrocarmin ausserordentlich stark tingirtem Epithel, der nicht bis an das Ende des Schwanzes reicht. Die einzelnen Schnitte sind ungefähr ein Vierzigstel Millimeter dick; im 36. von hinten findet sich die erste Andeutung des Rückenmarkes. Die Epithelzellen schliessen hier den Centralcanal ab, aber nur in einfacher Lage, so dass kein geschlossener Strang dem Rückenmarke anhängt, wie das von *Klaussner* beschrieben wird.

Hier beginnt der Centralcanal also im 37. Schnitt; man sieht da bereits das Lumen des Centralcanales, dessen Durchmesser der Länge der etwas gestreckten Epithelzellen gleich ist. Der Centralcanal liegt vollständig in der Mitte, und ist ringsherum kranzförmig umgeben von einer einfachen Lage von Epithelzellen, die sich allmählich in mehrere Lagen differenciren. In dieser Gestalt verläuft das Rückenmark eine Strecke und behält dieselbe auch noch, wenn die oberen Bögen schon vollständig gebildet sind und sogar schon aus Faserknochen bestehen.

Genau nachweisen lässt sich eine neben dem Epithel auftretende weisse Substanz erst im 210. Schnitte, und von da bleiben die Verhältnisse sich wieder gleich, bis einzelne ebenfalls stark tingirte und stark lichtbrechende kugelige Elemente neben dem Epithel sich erkennen lassen. Die weisse Substanz nimmt an Dicke zu, aber von einer Membran ist auch im 299. Schnitte noch nichts zu erkennen; nur werden die Dimensionen grösser, die Nervenelemente vermehren sich, bis endlich die von *Klaussner* weitläufig geschilderten Structurverhältnisse sich Schritt für Schritt nachweisen lassen.

Lange vor dem Auftreten der weissen Substanz, und zwar schon im 110. Schnitte, also 2,5 mm vorher, findet sich die erste Anlage von Spinalganglien (Taf. III. Fig. 11). Die Epithelzellen haben sich hier bereits in mehrere Lagen gesondert; nach oben zu sehen wir 3—4 ineinander geschichtete Zellgruppen, an den Seiten 3, und unten an der Basis des Rückenmarkes höchstens 2. Nur die Kerne sind sehr deutlich, von Zellleibern ist kaum etwas zu erkennen, der Centralcanal ist fast rund, nur etwas seitlich comprimirt; er wird durch eine deutliche Membrana limitans ausgekleidet. Nun tritt zuerst an der linken untern Seite eine Vermehrung der Zellen in 4—5 Lagen auf, so dass hier die Wand des Centralcanales auf das Doppelte verdickt ist. Durch vier Schnitte lässt sich diese Verdickung genau beobachten, dann tritt an der rechten Seite dieselbe Erscheinung auf, und lässt somit keinen Zweifel entstehen, dass wir hier die ersten Anfänge, oder vielmehr die letzten

Anlagen der Spinalganglien vor uns haben. Im 169. Schnitte, also genau ein Wirbelsegment weiter vorn, finden wir dieselbe Verdickung wieder an der unteren Seite des Centralcanales (Taf. III. Fig. 12). und von Wirbelsegment zu Wirbelsegment weiter nach vorn dann eine fortgeschrittene Differencirung.

Genau in derselben Weise entstehen die Spinalganglien am regenerirten Rückenmark, wie ich das namentlich an einer Schnittserie von Pleurodeles Waltlii beobachten konnte.

7. Muskulatur.

Wie das bereits mehrfach im Laufe der Arbeit aufgefallen sein wird, sind die Reptilien auch in Bezug auf die Untersuchungen über die Neubildung dieses Gewebes ausserordentlich vernachlässigt, die Amphibien dagegen unverhältnissmässig bevorzugt worden. Auf den ersten Blick scheint dies nicht mit Unrecht geschehen zu sein, da ja die histologischen Elemente der Amphibien ein bedeutend klareres und schärferes Bild darbieten, als die der Reptilien. Forschen wir jedoch genauer, so wird sich vielleicht das Gegentheil behaupten lassen; man wird erkennen, dass man die Reptilien mit Unrecht zurückgesetzt hat, da bei ihnen einzelne Entwickelungsphasen sich viel schärfer und prägnanter ausdrücken, als dies bei den Amphibien jemals der Fall ist.

In der normalen Muskulatur eines Eidechsenschwanzes finden wir ausser einer sehr scharf ausgeprägten Querstreifung noch, dass dieselben sich sehr leicht in Längsfibrillen zerlegen lassen. Ebenso ist es bei Schnitten sowohl, als an Zupfpräparaten auffällig, dass die Muskelkörperchen fast ganz geschwunden sind; nur ab und zu sieht man auf Querschnitten ein stark lichtbrechendes und stark gefärbtes Körnchen, das als letzter Rest des Muskelkernes gedeutet werden kann; zuweilen besitzt es noch einen kleinen Protoplasmahof, der den Rest des Muskelkörperchens bildet. (Taf. III, Fig. 21.) Diese Elemente finden sich nicht, wie bei den meisten Amphibien, an der äusseren Peripherie der Faser, sondern sie sind mitten in die contractile Substanz eingebettet, und deshalb auf Zupfpräparaten nur schwer zu erkennen. Die Muskelfasern sind verhältnissmässig sehr stark; sie verlaufen in Bündeln und werden, nachdem sie immer schmäler und feiner geworden, von einer Sehne umfasst, die sich in ähnlicher Weise, wie das bei den höheren Wirbelthieren durch die Beobachtungen *Froriep*'s und Anderer nachgewiesen wurde, direct in die Zellen des Perimysiums übergeht.

Getrennt sind die einzelnen Muskelfasern stets auch beim vollständig ausgewachsenen Thiere durch eine bindegewebige Membran, das Perimysium internum, in welcher beim jugendlichen Individuum noch viele und ziemlich grosse Kerne auftreten. Fassen wir einmal, ehe wir auf die Genese der regenerirten Muskelfasern eingehen, das Bild in's Auge, welches dieselben uns in den verschiedenen Stadien der Regeneration darbieten, so sehen wir, dass bei Senira bicolor die Sehnen der Muskeln sich im regenerirten Schwanze nun nicht etwa an das Wirbelrohr ansetzen, sondern

dass, wie gerade an diesem Präparate sehr deutlich zu bemerken ist (vergl. Tafel II, Figur 3), die einzelnen Muskeln in einandergeschachtelt sind; es wird ein vollständig geschlossener randständig angeordneter Muskelschlauch gebildet, bei welchem die Sehnen der vorhergehenden proximalen Muskelbündel stets in der Muskelsubstanz der distalen verlaufen. Die einzelnen Segmente der Muskeln, oder die grossen Muskelbündel sind umgeben von einem starken, bindegewebigen Faserzuge, und zwischen den einzelnen Abschnitten der Muskeln verlaufen dann von dem äusseren Ringe des Wirbelrohres aus nach der Peripherie ebenfalls feste Bindegewebszüge. In der Mitte zwischen Muskulatur und Knorpelrohr liegt der Fettkörper mit Gefässen und Nerven; ausserordentlich deutlich sieht man bei stärkerer Vergrösserung in den einzelnen Muskelfasern die *Cohnheim*'schen Felder; die Kerne sind bei diesem älteren regenerirten Schwanze aussergewöhnlich klein und selten, liegen nicht am Rande, sondern im Innern der Fasern, auf deren Querschnitt sich als Ausdruck der durchschnittenen Fibrillen dem Auge eine feine Punktirung darbietet.

Das Sarcolemma ist hier entschieden noch nicht vorhanden, denn am Rande der contractilen Substanz ist nichts von irgend einer lichtbrechenden Scheide zu erkennen, dagegen wird jedes Muskelprimitivbündel oder jede Muskelfaser von einem bindegewebigen Netz, einer bindewebigen Scheide, dem Perimysium internum, umzogen, dessen Entstehung bei jüngeren Stadien beschrieben werden soll.

Auch bei Hemidactylus facettanus sind diese Verhältnisse sehr ähnlich, nur findet sich die Einschachtelung der Muskeln in einander nicht so deutlich ausgeprägt, wie vorher.

Bei Platydactylus verus sind die Muskelfasern sehr gross und stark, sie zeigen am alten regenerirten Schwanz (15 cm) eine prächtige Querstreifung. Von einem Sarcolemma ist nichts zu erkennen, ebensowenig sind Muskelkörperchen irgendwie nachweisbar; auch das Perimysium internum ist sehr schwach entwickelt. Beim Zerzupfen zerfällt der Muskel leichter noch als der der Eidechsen in feinste Fibrillen, da hier die Cuticularhülle fehlt und das Bindegewebe sehr leicht zerreissbar ist. Auch hier sind im Perimysium die Kerne nicht mehr ganz deutlich. Weder bei Platydactylus noch bei den vorher beschriebenen älteren Regenerationsstadien füllt auf dem Querschnitte die contractile Substanz die bindegewebigen Scheiden ganz aus, vielmehr bleibt immer ein Zwischenraum.

Die Umwandlung des Bildungsgewebes zu quergestreiften Muskeln kann man am besten verfolgen, wenn man eine Schnittserie von hinten nach vorn betrachtet; allerdings wird man hier die Entstehung der ersten contractilen Elemente nicht nachweisen können, da diese nur auf Längsschnitten oder Zerzupfungspräparaten deutlich werden. Die erste gröbere Anlage der Muskelbündel geschieht stets in der Weise, dass dieselben einen randständigen Kranz bilden, der an die Cutis sich anlegt und aus einzelnen rundlichen Muskelpacketen zusammengesetzt ist. Nehmen wir als Beispiel einen Querschnitt durch den hinteren Theil des regenerirten Schwanzes von Phyllodactylus europaeus, bei welchem der Fettkörper noch sehr gross und mit embryonalen Zellen und Kernen durchsetzt ist (Taf. III, Fig. 22), so sehen wir die Muskulatur an der Peripherie ringförmig angeordnet und in ungefähr 30 Bündel getheilt, welche alle etwa den Durchmesser des Wirbelrohres haben. Nur wenige Fasern bindegewebiger Natur verlaufen vom Wirbelrohr zu diesem Muskelkranz durch den Fettkörper, sonst jedoch sind die bindegewebigen Umhüllungsmembranen, wenn auch noch von embryonaler Structur, deutlich zu erkennen.

Diese einzelnen rundlichen Muskelpackete entsprechen nun den Fortsätzen der alten Muskeln, sie stammen von diesen, wie wir sogleich sehen werden, ab und wuchern, so zu sagen, in das

undifferencirte Blastem hinein. Auf dem angeführten Durchschnitt fehlt den jungen Muskelfasern das Sarcolemma vollkommen, dagegen ist ihre Substanz deutlich in eine contractile Rindenschicht, welche als Ausdruck der schon bestehenden Längsfibrillen eine feine Punctirung und Strichelung zeigt, und in eine protoplasmatische Markschicht geordnet, welche die Kerne enthält.

Verfolgen wir die Querschnittserie nach vorn, so treffen wir schliesslich auf den Uebergang der neuen Muskelfasern in die alten, und können hier besonders den Zerfall einzelner alter Muskelprimitivbündel constatiren.

Ich lege bei der Betrachtung der Querschnittserien durch die neugebildete Muskulatur hauptsächlich Gewicht darauf, dass die neugebildete Muskelzelle, denn ein jeder kleiner Ring entspricht, wie wir gleich sehen werden, thatsächlich einer Zelle, ihren Inhalt in randständige contractile Substanz und in eine fast homogene Marksubstanz gesondert hat. Dies erinnert an das Verhalten der embryonalen Muskelfasern von Vögeln und Säugethieren und auch bei Embryonen von Coronella laevis konnte ich einige Stadien der normalen Muskelentwickelung beobachten, welche dem eben angeführten Bilde auf ein Haar gleichen.

Versuchen wir nun nachzuweisen wie die Regeneration der Muskelfasern ursprünglich vor sich geht und aus welchen Elementen sich die neuen Theile bilden.

Verliert eine Eidechse oder ein Gecko auf normale Weise seinen Schwanz, das heisst, wird er demselben durch Druck oder Zug ausgerissen, so steht ein ganzer Kranz von zugespitzten Muskelbündeln über die Wundfläche vor, zwischen denen ebensoviel Vertiefungen ebenfalls konischer Natur sichtbar werden. Dies ist begründet durch die eigenthümliche Anordnung der Schwanzmuskulatur dieser Thiere, indem, auch bei dem normalen Schwanze, nicht alle Muskelbündel sich an die Skelettheile anheften, sondern viele in einander geschachtelt liegen, so dass die Spitzen der vorderen Muskelsegmente in den hinteren Segmenten eingebettet erscheinen. Auch bei höheren Wirbelthieren ist es bereits seit *Rollett* bekannt, dass einzelne Muskelfasern im Innern des Muskels frei endigen ohne mit der Sehne in Berührung zu treten; hier endigen nun ganze Muskelbündel in ähnlicher Weise frei, nur umgeben von einem mitunter bei den Ascalaboten allerdings ziemlich festen Perimysium, das aus fibrillärem Bindegewebe besteht.

Bei einem mit der Scheere oder einem scharfen Messer geführten Schnitt bekommt man naturgemäss auch eine glatte Schnittfläche durch die Muskulatur, aber diese Art der Verstümmelung wird in der freien Natur selten vorkommen, so dass die hierdurch hervorgerufenen Regenerationserscheinungen gewissermassen als abnorm zu betrachten sind.

Ist der Schwanz einer Lacerta nun auf die erwähnte Weise ausgerissen, so vertrocknen die hervorstehenden Muskelbündel sehr schnell und bilden mit dem geronnenen Blut und abgestossenen Bindegewebszellen bald einen mehr oder minder dicken Schorf. Längere Zeit jedoch sieht man die kegelförmigen Spitzen noch durch diesen hervorragen bis sie endlich ganz vertrocknen und völlig in den Schorf mit übergehen.

Die histologischen Vorgänge sind dabei sehr einfacher Natur; es werden die Enden der Muskelbündel durch den directen Einfluss der Luft nekrotisch, die Enden der Muskelfasern schrumpfen zusammen und das umgebende Perimysium sowie das oft sehr zarte Sarcolemma folgt der Contraction und bildet rundliche Anschwellungen.

Alle diese Theile, welche direct getroffen werden, gehen auch direct zu Grunde, während der übrige Theil der Muskelbündel Veränderungen erfährt, die complicirterer Natur sind. Oft wird

das ganze Bündel aufgelöst, indem die contractilen Elemente desselben Scheiben oder Schollen gleich im Bindegewebe zu finden sind. Oft zieht sich aber das Sarcolemma zurück und bildet ringförmige Einschnürungen, die dann ganze Stücke der Muskelfasern abschnüren. Der abgeschnürte Theil geht dann ebenfalls mit in den Schorf über.

Hat sich nun die nekrotische Substanz der Bündel von der noch lebensfähigen getrennt, so treten nach dem 4. bis 8. Tage, je nach der Jahreszeit, in dem letzteren wiederum Veränderungen auf, welche auf eine vitale Reaction schliessen lassen.

Indem durch das Vertrocknen des Schorfes die Epidermis und die Cutis mit den stehengebliebenen Schuppen ringförmig zusammengezogen werden, bildet sich zwischen Schorf und Muskelenden eine Schicht von Bindegewebszellen, die zuerst rundlicher Natur mit grossen Kernen und einem geringen Protoplasmahof, später zu Spindelzellen werden, deren Längsaxe quer zur Längsaxe des Körpers steht.

In dieses Blastem, welches oftmals ausserordentlich dicht ist, ragen nun die verletzten Muskelfasern hinein. Die Bündel haben sich meistens stark gelockert oder ganz aufgelöst, so dass man auf Längsschnitten nur unregelmässig gelagerte Muskelfasern sieht, die keulen- oder kolbenförmig endigen. Diese Anschwellungen bestehen nur aus quergestreifter contractiler Substanz, deren Fibrillen bis zum letzten Ende vollkommen deutlich sind. Das Sarcolemma fehlt am unteren Theil und auch das Perimysium erscheint stark gelockert. Oft treten die Spindelzellen ziemlich hoch zwischen die einzelnen Fasern hinauf, besonders dann, wenn bereits Gefässlacunen gebildet sind. So liegen die Verhältnisse am normaler Weise verlorenen Schwanze von Lacerta etwa am achten Tage nach der Verletzung. Führt man dagegen die Amputation durch Messer oder Scheere aus, so wird die entzündliche Reaction heftiger sein als oben dargestellt wurde. Vor Allem werden im letzteren Falle die Muskelprimitivbündel selbst verletzt, die contractile Substanz dringt aus dem Sarcolemmaschlauch, der sich vermöge seiner Elasticität zurückzieht, hervor und in Folge dessen verödet ein grösserer Theil der Muskulatur als dies sonst der Fall ist. Fast immer sah ich gerade Schnittwunden durch den Reptilienschwanz schwerer heilen als die durch Abreissen entstandenen und führe dies hauptsächlich auf das Verhalten der Muskulatur zurück.

In Folge der Nekrotisirung grosser Muskelpartieen, denn fast das ganze vom Schnitte getroffene Muskelsegment degenerirt, wird die Narbe vertieft und es dauert geraume Zeit bis sich ein zelliges Blastem über den Muskelenden und dem ebenfalls zum Theil absterbenden und der Resorption anheimfallenden Skelettheil gebildet hat.

Von diesem Zeitpunkte an sind die nun eintretenden Entwickelungsvorgänge jedoch identisch, so dass man bald nicht mehr unterscheiden kann, ob ein Schwanz durch Schnitt oder durch Riss amputirt wurde.

Auch bei den Schnittwunden durch die Muskulatur der Säugethiere wurde schon von *Neumann* [1]) betont, dass erst nach dem dritten bis vierten Tage eine vitale Reaction eintritt, während in der vorhergehenden Zeit einzelne Theile abgestossen werden und umhergestreut im umgebenden Gewebe erscheinen, indem sie alle Spuren des Zerfalls an sich tragen. Ist die Zeit der Degeneration vorüber, so tritt bei unsern Eidechsen sowohl wie bei den Säugethieren eine eigenthümliche Wucherung von Kernen auf, die den ersten Anstoss zur Neubildung gibt. (Taf. III, Fig. 25).

---

[1]) Ueber den Heilungsprocess nach Muskelverletzungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. pag. 323 ff.

Diese Kernwucherung kann bei manchen Muskelprimitivbündeln so stark sein, dass die contractile Substanz vollständig verdrängt wird und der Sarcolemmaschlauch nur mit reihenförmig hintereinander liegenden Kernen erfüllt ist.

Dieses Verhalten der Muskulatur fiel mir besonders bei Lacerta agilis auf, bei anderen Formen mit dickeren Primitivbündeln trat eine ganze Reihe von Kernen an der einen Seite der contractilen Substanz auf, welche, wie es schien, hierdurch nicht verändert wurde.

Neben diesen mit Kernen vollgepfropften Sarcolemmaschläuchen, neben den Rudera der verletzten Primitivbündel, sah ich nun zwischen den gelockerten Bündeln noch Zellen anderer Art, die ich nur mit den von *Bremer* und anderen beschriebenen Muskelspindeln vergleichen kann. Es sind dies helle spindelförmige Zellen mit ovalem Kern und feinkörnigem Protoplasma, die gewöhnlich so stark zwischen den einzelnen contractilen Fasern eingeklemmt sind, dass man sie nur schwer durch Maceration von ihnen trennen kann. Ihr ganzer Bau und ihre Genese stimmt, wie wir gleich sehen werden, vollkommen mit dem der Sarcoplasten von *Török's* überein.

So liegen die Verhältnisse bei den Reptilien in dem Stadium, in welchem die Regeneration beginnt, es wird daher am Platz sein, bevor wir uns den allgemeinen Besprechungen zuwenden, einen Blick auf die gleichen Verhältnisse der Amphibien zu werfen.

Nach der Amputation des Schwanzes oder der Gliedmassen, die hier stets mit Scheere oder Messer ausgeführt wurde, tritt ebenfalls in der Muskulatur der Amphibien ein Zerfall ein, der die getroffenen Stellen in mehr oder minder grosser Ausdehnung afficirt.

Höher organisirte Formen reagiren heftiger gegen die Verletzung als niedere, und im Verhältniss hierzu tritt dann in kürzerer oder längerer Zeit die vitale Reaction und mit ihr die Regeneration ein. Sehr heftig reagirt Pleurodeles gegen die Verletzung der Muskulatur. Bei diesem Urodelen ist die Schwanzmuskulatur ausserordentlich stark ausgebildet, die Kerne sind fast ganz geschwunden, oder minimal geworden und das ganze Gefüge des einzelnen Muskels macht einen festen, kräftigen Eindruck. Durch den mechanischen Eingriff werden die festgefügten Elemente nun gelockert, grosse Partieen des verletzten Muskels lösen sich ab, liegen zerstreut in dem sich bereits neubildenden bindegewebigen Blastem und zeigen noch lange nach der Vernarbung der Wunde, wie die gleichen Elemente von Siredon, durch ihre intensiv rothe Färbung (besonders bei Anwendung von Pierocarmin), dass sie sich im Stadium der Resorption befinden.

Ziemlich spät, nachdem bereits ein gutes Stück des Schwanzes sich regenerirt hat, nachdem sogar der Vorläufer des Skeletes, der ungegliederte Knorpelstab aufgetreten ist, finden wir denn auch, dass es in der Muskulatur sich regt und sehen Muskelfasern hervorknospen. Die Kerne der stehenbleibenden, nicht resorbirten Muskeln sind jetzt merkwürdig homogen und stark glänzend, dass man sie fast für Fetttropfen halten könnte.

Bei den Larven von Triton, bei Siredon etc. geht die Regeneration der Muskulatur schneller vor sich, die Vorgänge der Resorption nehmen nicht so lange Zeit in Anspruch, aber immer ist doch ein gutes Stück des Schwanzes regenerirt, welches Epithel, Bindegewebe, Blutgefässe und Knorpel enthält, ehe einmal die Muskulatur zur Proliferation sich anschickt.

Jedenfalls hängt dies mit der Bildung der Spindeln zusammen, von welchen die Neubildung wie wir sehen werden, ausgeht, und die sich erst von den unverletzten Fasern abspalten müssen. Dazu gehört eine Resorption von quergestreifter Substanz, dann eine Neubildung von Protoplasma

und schliesslich die Bildung einer selbständigen Zelle — Alles das bedarf naturgemäss eines gewissen Zeitraumes.

Die Spindeln sehe ich bei erwachsenen Tritonen immer erst nach der Verletzung auftreten, bei den Larven, die die Längo von 1 cm noch nicht überschritten haben, findet man sie überall zerstreut zwischen den Primitivbündeln und alle Umwandlungsphasen zwischen der einzelnen Spindelzelle und dem Primitivbündel.

Die jüngsten Spindeln sind bei erwachsenen Tritonen sehr lang und besitzen nur einen länglichen Kern, ihr Protoplasma ist fast homogen. Bei jüngeren Thieren findet man oftmals eine Körnelung im Protoplasma.

Andere Elemente, z. B. die bei Reptilien so häufigen mit Kernen erfüllten Sarcolemmaschläuche habe ich bei den Amphibien nicht beobachten können.

Somit hätten wir nun die Elemente der Muskulatur der Amphibien und Reptilien in dem Stadium kennen gelernt, in welchem die Regeneration beginnt und es wird jetzt vor Allem unsere Aufgabe sein nachzuweisen, auf welche Art und aus welchen Elementen die Neubildung des Muskulatur vor sich geht.

Schon in den sechziger Jahren sind bahnbrechende Arbeiten über diesen Gegenstand erschienen, so die von *Waldeyer*,[1]) *C. O. Weber*,[2]) *Maslowsky*,[3]) *Deiters*,[4]) *Neumann*,[5]) *Peremeschko*,[6]) *Billroth*[7]) und Anderen.

Während *Weber*, *Waldeyer* und die übrigen Forscher eine Neubilung der Muskulatur nach embryonalem Typus, wie sie wenigstens glaubten, annahmen, das heisst aus einem zelligen Blastem ohne dass die alten Muskelfasern dabei in's Spiel kamen, trat *Neumann* gegen diese Ansicht auf und behauptete, dass die Muskulatur nur aus den Elementen der alten verletzten Muskelfasern sich wieder regeneriren könne.

N. sah die alten Faserenden, nachdem die „vitale Reaction" eingetreten war, vollgepfropft von Kernen, die allmählich an Grösse zunehmen. Am 5.—7. Tag kommt es zu einer „Knospenbildung", die von *Billroth* und *Weber* ebenfalls gesehen, aber anders gedeutet wurde.

„Am häufigsten und leichtesten zu sehen ist ein schmaler Fortsatz, der sich gegen den alten, breiten Theil der Fasern mehr oder weniger abgrenzt und dessen Ende bald stumpf abgebrochen erscheint, bald kolbig verdickt, bald spitz zugeschärft ist, oder auch wohl in einen fadenförmigen Anhang ausläuft."

Auch kann eine Spaltung oder seitliche Knospung auftreten, welche mitunter wirkliche Aehnlichkeit mit den Knospen eines Baumes besitzt. In der weiteren Entwickelungsperiode unterscheidet *N.* einmal die des unregelmässigen Wachsthums und zweitens die des stationären.

Jedenfalls hat *N.* die Spindelzellen nicht gekannt, welche wahrscheinlich auch von *Weber* und *Waldeyer* zwar gesehen, aber falsch gedeutet wurden, denn die neugebildeten Elemente, aus

---

[1]) *Virchow*'s Archiv Bd. XXXIV. Heft 4.
[2]) Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1863. No. 31 und *Virchow*'s Arch. Bd. XXXIV. Heft 2.
[3]) *Wiener* med. Wochenschr. 1868 No. 12.
[4]) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.
[5]) Ueber den Heilungsprocess nach Muskelverletzungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. pag. 323 ff.
[6]) *Virchow*'s Arch. Bd. XXVI. Heft I.
[7]) Allgem. chirurg. Pathol. u. Therapie. 2. Aufl. pag. 113.

denen sich nach letzteren die Muskulatur nach embryonalem Typus regeneriren sollte, sind wohl ohne Zweifel als Spindeln, die von der alten, verletzten Muskulatur abstammen, zu deuten; daher rührt dann auch das absprechende Urtheil, welches *N.* über die Arbeiten von *Waldeyer*, *Weber* und *Billroth* fällt. Erst *Kraske* [1]) war es vorbehalten, auf die Wichtigkeit der Spindeln bei der Regeneration hinzudeuten, dessen Arbeit wohl als die ausführlichste und gründlichste zu gelten hat. Die Resultate, welche er erzielte, sind kurz folgende: 1. Junge Muskeln stammen ausschliesslich von den alten ab. 2. Die wesentlichen Phasen sind Vermehrung der Kerne, Gruppirung des veränderten Protoplasmas, der contractilen Substanz um dieselbe als Umhüllung, Abspaltung der so entstandenen „Muskelzellen" von der Substanz der Faser, Auswachsen der einzelnen Muskelzellen je zu einer quergestreiften Muskelfaser; ein Zusammenwachsen mehrerer Muskelzellen zu einem jungen, quergestreiften Muskel findet nicht statt. 3. Die sogenannten bandförmigen Elemente, kernreiche Platten, Muskelknospen der Autoren, sind nicht Entwickelungsformen junger, sondern Theile älterer Fasern.

Kraske fusste bei seinen Untersuchungen hauptsächlich auf den Beobachtungen von *Weismann* [2]) und findet in neuester Zeit eine Stütze in den Schilderungen von *Bremer* [3]). Im Gegensatz zu diesen Forschern behauptet vor Allen *Erbkamm* [4]), dass die Regeneration der Muskulatur bedingt wird durch das Einwandern von Leukocyten. Ferner spalten sich kleine Spindelfasern ab und die Neubildung geht aus diesen Elementen vor sich, welche nichts, als modificirte Wanderzellen sind: die alte Muskulatur wird als Nahrung für die neue benutzt. Diesen Ansichten schliesst sich unter anderen *Rachmaninow* [5]) an, welcher mit Kaninchen experimentirte, und eine Gummischlauchunterbindung vornahm, welche er 6—10 Stunden liegen liess. Die Regeneration der quergestreiften Muskulatur erfolgt nach ihm, ähnlich wie die der Nerven, durch Auswachsen von alten Fasern ohne Vermittelung von „Muskelzellen", „Muskelplatten", „Muskelschläuchen", welche letztere mit Wanderzellen erfüllte Sarcolemmaschläuche sind. Auch betrachtet *Rachmaninow* die Muskelkerne nicht als Zellen. Auch die Untersuchungen von *Sokolow* [6]) schliessen sich an die Ausführungen von *Rachmaninow* in gewisser Beziehung an, obgleich er doch eine Betheiligung proliferirender Muskelkerne, welche Zellen repräsentiren, annimmt. Die Kerne rücken nach ihm in Reihen an einander, weiterhin bei der Bildung quergestreifter Substanz zwischen den Kernen entfernen sich letztere von einander.

Hie Welf – Hie Waibling! Während man auf der einen Seite also immer wieder den Leukocyten die Hauptrolle bei der Regeneration zuschiebt, vertheidigt die andere Schule die Neubildung aus den vorhandenen Elementen. Und letztere wird wohl Recht behalten, denn nach den neueren Ergebnissen der Entwickelungsgeschichte und nach meinen eigenen Befunden kann ich

[1]) *Kraske. P.* Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der quergestreiften Muskeln. Halle. *M Niemeyer* 1878.

[2]) Ueber das Wachsen der quergestreiften Muskelfaser nach Beobachtungen am Frosch. Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe X. Bd. 1861. pag. 263 ff.

[3]) Ueber die Muskelspindel, sowie Bemerkungen über die Structur und Neubildung der quergestreiften Muskelfaser. Arch. f. mikr. Anat. XXII. Bd. Heft 2. pag. 318 ff.

[4]) Beiträge zur Kenntniss der Degeneration und Regeneration der quergestreiften Muskeln nach Quetschung. *Virchow*'s Archiv, Bd. LXXIX. pag. 49—74.

[5]) Ueber die Regeneration der quergestreiften Muskelfaser, Dissertat. Moskau 1881.

[6]) Kiewer Universitätsnachrichten 1881. October. pag. 147—182.

mich nur denjenigen Forschern anschliessen, welche den neuen Muskel aus dem alten entstehen lassen. Manche Forscher sind dadurch verleitet worden eine directe Theilnahme der Leukocyten an dem Neuaufbau der quergestreiften Muskelfaser anzunehmen, weil vielfach ein Uebergang zwischen Bindegewebe und glatter Muskulatur beobachtet werden konnte. Spricht sich doch unter Andern *Flemming* [1]) in seinem Aufsatz über Form und Bedeutung der organischen Muskelzellen dahin aus, dass er auf Grund seiner Beobachtungen an den glatten Muskelfasern der Harnblase des Salamanders, unter welchen er Uebergangsformen zu dem Bindegewebe gefunden hat, geneigt sei, anzunehmen, dass eine Neubildung von Muskelgewebe auf Kosten von Bindegewebszellen in pathologischen Fällen möglich sei. So dachten auch ältere Forscher, wie *von Wittich*, und ihnen schlossen manche jüngere sich an.

Seit wir nun aber durch die bahnbrechende Arbeit der Gebr. *Hertwig* [2]) darauf hingewiesen wurden, dass die quergestreifte Muskulatur genetisch etwas ganz anderes sei, als die sogenannte glatte Muskelzelle, seit man weiss, dass die Primitivbündel ihren Ursprung aus dem Epithelgewebe nehmen, kann man wohl keinen Augenblick mehr zweifeln, dass eine Entstehung neuer quergestreifter Muskulatur aus Bindegewebselementen auch bei entzündlicher Reaction vollkommen auszuschliessen sei.

Ich betone also nochmals den Grundsatz, dass die neue quergestreifte Muskulatur nur aus den Elementen der alten quergestreiften Muskulatur hervorgeht, und hervorgehen kann.

Nun tritt aber die weitere Frage an uns heran, auf welche Weise sich die neue Muskelfaser aus den alten Elementen entwickelt und welche Elemente es speciell sind, die als die Träger der Entwickelung zu bezeichnen sind, denn wie wir gesehen haben ist eine ganze Menge verschiedenartiger Elemente im Muskel enthalten, wenn er sich zur Proliferation anschickt.

Schon früher habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass eine Regeneration nur da möglich ist, wo entweder embryonale Gewebe noch in bestimmter Anzahl vorhanden sind, oder wo wenigstens das ausgebildete Gewebe sich die Fähigkeit bewahrt hat, sich zu embryonalen Elementen umzuwandeln. Aus den alten Stümpfen und vernarbten Primitivschläuchen wird sich nun wohl kaum die neue Faser bilden können, wenn auch *Neumann* uns die überzeugendste Schilderung von dem Knospungsprocess macht, ebensowenig von den abgestossenen, lose im Bindegewebe liegenden Muskelpartikelchen.

So bleiben nur noch die erwähnten zarten Spindelzellen. — Diese sind, betrachten wir sie jetzt näher, nichts als embryonale Zellen, Zellen, deren Inhalt protoplasmareich, deren Kern mit feinem Kerngerüst und deren Membran kaum nachweisbar erscheint.

Die Herkunft dieser Spindeln ist von *Bremer* wohl so genau geschildert worden, dass ein Zweifel daran, dass sich diese Elemente von den Primitivbündeln einfach abspalten, nicht mehr gehegt werden kann.

Was *Bremer* nun am normalen Muskel erkannte, indem er sogar für die Frühjahrszeit, als die Hauptperiode der physiologischen Regeneration der Gewebe, eine vermehrte Abspaltung

---

[1]) Zeitschrift f. w. Zool. Bd. XXX. pag. 466—75.

[2]) Coelomtheorie: Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1882. Bd. XV. N. F. Bd. VIII. p. 95 ff.

dieser Spindeln nachwies, glaube ich für die pathologische Neubildung ebenfalls beweisen zu können.

Auch hier treten die Spindeln, die übrigens bei Amphibien fast immer in geringer Anzahl vorhanden sind, durch den Reiz des pathologischen Zustandes in grösserer Anzahl auf. Die Reizreactionsfähigkeit des Muskels geht nach der Verletzung vor allem dahin embryonales Gewebe zu erzeugen und als Product erhalten wir die Embryonalzelle, die übrigens ihre charakteristische Spindelform nur ihrer Abkunft und dem Druck der umgebenden Fasern verdankt.

Aus dieser Spindelzelle geht nun einzig und allein das neue Muskelprimitivbündel hervor, und zwar ganz in der Art wie das schon vor Jahren in classischer Weise von *Fr. E. Schulze* [1]) von der embryonalen Muskelzelle geschildert wurde.

Hinzufügen muss ich noch, dass bei den Reptilien wie bei den 2 anderen höheren Thierclassen die Sonderung des Inhaltes der Muskelzelle in contractile Rindenschicht und innere, kernhaltige Markschicht deutlicher ausgeprägt ist wie bei den Amphibien. Bei letzteren geht die Bildung der Fibrillen zuerst an einer Seite vor sich, von da aus über den ganzen Körper des Primitivbündels, denn inzwischen hat sich die ursprünglich einkernige Zelle durch Vermehrung ihrer Kerne zu einem Syncytium umgewandelt.

Bei den Reptilien dagegen tritt zuerst ein feiner Kranz von randständigen Fibrillen auf, die sich nach der Mitte zu allmählich vermehren, und so die Rindenschicht verdicken.

Die mit Kernen prall gefüllten Sarcolemmaschläuche der Reptilien endlich halte auch ich nicht für Vorläufer neuer Muskeln, sondern glaube in dieser aussergewöhnlichen Kernvermehrung eher einen Zerfall erblicken zu dürfen. Vielleicht handelt es sich wirklich um eine Einwanderung von Leukocyten — aber mit der Bildung neuer Muskelfasern hat es nichts zu thun.

Bisher habe ich einzig und allein über die Skeletmuskulatur gesprochen und der glatten Muskelfaser nur nebenbei Erwähnung gethan. Für unsere Beobachtung kommt sie ja auch wenig oder fast garnicht in Betracht, doch glaube ich hier mittheilen zu müssen, dass ich an regenerirten Theilen des Auges, worüber ich später zu berichten gedenke, gesehen habe, dass auch hier eine ähnliche Zellproliferation eintritt, wie bei der quergestreiften Muskulatur.

Die neuen glatten Muskelfasern unterscheiden sich allerdings in kaum einer Beziehung von dem embryonalen Bindegewebe, doch glaube ich ihrer Abkunft von den alten Muskelzellen sicher zu sein.

Eine zweite Frage, welche bei der Betrachtung der Regenerationsvorgänge ihre Erledigung finden könnte, ist die nach der Herkunft des Sarcolemma's. Das Sarcolemma wird von verschiedenen namhaften Forschern als eine Zellmembran aufgefasst, welche sich in späterer Zeit an der Oberfläche des Primitivbündels absondert. Dagegen sprechen sich *Reichert, Leydig, Margo, Waldeyer, His, Eckard, Deiters* und Andere dahin aus, dass das Sarcolemma eine umgewandelte Lage des Zwischengewebes sei und bei der Entwickelung erst nachträglich durch Erhärten der Grenzschicht gebildet werde; als Vertreter der ersteren Ansicht müssen besonders *Weismann, Kühne, von Hessling, Kölliker, W. Krause* und *Ranvier* genannt werden. In den letzten 5 Jahren sind nun wiederum viele Arbeiten über dieses Thema erschienen, von denen ich nur einige hervorheben will.

[1]) Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der quergestreiften Muskelfaser im Arch. f. Anat. u. Physiol. etc. von Reichert u. Du Bois-Reymond 1862 pag. 385 ff. m. Taf. IX.

So hat *Froriep* [1]) unter Anderem gesehen, dass die Sehne des Muskelprimitivbündels direct in das Sarcolemma übergeht, welches, wie durch verschiedene Experimente constatirt werden konnte (namentlich durch Trypsinverdauungsversuche) die Reaction des Bindegewebes zeigt. Während *Froriep* fand, dass das Sarcolemma durch die Trypsinverdauung nicht zerstört wird, dagegen bei Säurebehandlung sehr schnell sich auflöst, wies *Chittenden* [2]) nach, dass das Sarcolemma im Gegensatz zu den Beobachtungen von *Froriep*, durch Trypsinverdauung gänzlich zerstört wird, und zwar leichter, als der Muskelfaserinhalt; dasselbe war früher von *Waldeyer* und *Kühne* gefunden worden. Am isolirten Sarcolemma waren nach *Chittenden* niemals Kerne nachzuweisen. Gleichzeitig mit *Chittenden* spricht sich auch ein anderer Forscher, *Sasse* (in derselben Zeitschrift) gegen die *Froriep*'sche Ansicht aus. Auch *Tannhofer* [3]) hat gesehen, dass die quergestreifte Muskulatur der Käfer zwei durch Verdauungsmethoden isolirbare Membranen besitzt. „Die äussere Hülse des Muskelsarcolemms verwächst mit der äusseren hyalinen Hülse der mit diesem zusammenhängenden Sehne, Saftkanälchen wachsen von der Sehne in den Muskel hinein." Ueberhaupt sind bei vielen wirbellosen Thieren Kerne im Sarcolemma nachgewiesen worden, so z. B. von Chironomus- und Corethralarven, auch fand *Ihering*, dass die Fibrillenbündel von Chiton von einem kernhaltigen Sarcolemma umgeben sind. Dass das Sarcolemma dagegen oftmals fehlt, hat neuerdings unter Anderen *Ciaccio* bei den Flügelmuskeln der Insekten nachgewiesen, während die übrigen Muskelfasern in dem Körper derselben Thiere ein solches besitzen.

Somit ist die Frage, ob das Sarcolemma ein bindegewebeartiges Product, oder ein Product der Muskelzellen selbst sei, also eine cuticulare Abscheidung derselben, immer noch als eine offene zu betrachten, und wir werden auch hierauf unser Augenmerk besonders zu richten haben.

Obgleich ich weder Thrypsinverdauung noch sonstige mikrochemische Spielereien anwendete, glaube ich doch durch meine morphologischen Befunde berechtigt zu sein, etwas zur Lösung dieser Frage beizutragen.

An mehreren Stellen habe ich erwähnt, dass sehr junge Muskelprimitivbündel bei Reptilien kein Sarcolemma besitzen, obgleich das Perimysium internum bereits sehr gut ausgebildet war. (cf. Taf. III, Fig. 22.)

Ebenso finde ich an sehr jungen Muskelzellen von Siredon und Triton, dass dieselben membranlos sind und erst später ein ganz dünnes, kernloses Sarcolemma erhalten.

Wo ich überhaupt das Sarcolemma deutlich erkennen konnte, war es stets structurlos und ohne jeden Kern.

Alle oben erwähnten Forscher, welche die bindegewebige Natur des Sarcolemma behaupten, scheinen meiner Ansicht nach dadurch getäuscht zu sein, dass sie das oftmals äusserst feine, kernhaltige und der contractilen Substanz eng anliegende Perimysium internum für das Sarcolemma hielten. (cf. Taf. III, Fig. 20.)

Nach meinen Beobachtungen ist das Sarcolemma nichts weiter als eine Zellmembran; in der

---

[1]) Ueber das Sarcolemma und die Muskelkerne. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Jahrg. 1878. Anat. Abth. pag. 416 ff.

[2]) Histochemische Untersuchungen über das Sarcolemma und einige verwandte Membranen. Untersuch. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. III. pag. 171—93.

[3]) Beiträge zur Histologie des quergestreiften Muskels und der Nervenendigungen in demselben. Berichte d. kgl. ungar. Acad. d. Wissensch. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. XI, Nr. 13 u. Biolog. Centralbl. pag. 349—351.

einkernigen embryonalen Muskelspindel noch äusserst dünn und zart, später aber sich in verschiedener Weise bei den verschiedenen Thieren verdickend, wenn aus der einfachen Muskelzelle das Primitivbündel geworden ist.

Die Reptilien zeichnen sich besonders dadurch aus, dass ihre Primitivbündel, auch wenn die Rindenschicht bereits eine bedeutende Stärke erreicht hat, noch immer ohne Sarcolemma sind und dass dasselbe auch später beim vollkommen ausgebildeten Muskel von ausserordentlicher Zartheit ist. (Taf. III, Fig. 21, 22.)

Die Hauptergebnisse der eben geschilderten Untersuchungen sind aber folgende:

1) Das quergestreifte Muskelprimitivbündel regenerirt sich nur aus den von den alten Muskeln abgespaltenen Spindelzellen, die Entwickelung des Primitivbündels geht analog der Embryonalentwickelung vor sich, eine directe Umwandlung von Bindegewebszellen oder Leukocyten in Muskulatur ist undenkbar.
2) Das Sarcolemma ist ein Product des Muskelprimitivbündels, eine Zellhaut oder Cuticula und besitzt weder Kerne noch Fasern, hat daher mit dem Bindegewebe nichts zu thun.

8. Blutgefässe.

Ueber die Regeneration der Gefässe ist in älterer und neuerer Zeit vielfach gearbeitet worden, da die Neubildung dieser Organe naturgemäss für die gesammte Regeneration der Gewebe von grosser Wichtigkeit sein musste, weil sie die Bahnen für die Ernährungsflüssigkeit bilden. Es wird deshalb durchaus nicht auffallen, dass überall da, wo eine intensive Neubildung von Geweben stattfindet, auch Blutgefässe in grosser Anzahl vorhanden sein müssen, um eben eine verhältnissmässig grössere und dem Regenerationsprocesse entsprechende Menge von Nahrungsflüssigkeit zuzuführen. So dringen zur Beschleunigung der Wachsthumsenergie in die sich neubildende sehr zellenreiche Epidermis von Proteus vielfache Capillaren ein, während in der normalen durchaus keine vorhanden sind.

Berücksichtigt man dann noch das Verhalten der Leukocyten, die, wie bekannt, aus den Gefässen auswandern und die, wie schon mehrfach erwähnt, eine so grosse Rolle bei der Regeneration spielen, so wird auch das frühe Auftreten von Blutgefässen in fast allen regenerirenden Theilen verständlich.

Schon in dem zelligen Blastem, welches gleich nach der Vernarbung der Schnittwunde die erste Anlage der axialen Gewebe im Schwanze der Amphibien wie Reptilien repräsentirt, finden wir Blutgefässe in ausserordentlich grosser Anzahl.

Während dieselben aber bei den Amphibien ziemlich fein und mit schwachem Lumen versehen sind, treten uns bei den Reptilien grosse Lacunen mit kolbenförmigen Enden entgegen, deren Lumen oftmals bedeutender ist, wie das der durchschnittenen Gefässe.

Es wird nun an dieser Stelle unsere Aufgabe sein, nachzuweisen, auf welche Art und von welchen Elementen aus die neuen Blutgefässe ihren Ursprung nehmen, und deshalb müssen wir

einen kurzen Blick auf die normale Entwickelung der Blutgefässe werfen, die heute derartig wohlbekannt ist, dass die Angabe der hauptsächlichsten Arbeiten genügen wird.

Naturgemäss handelt es sich hier nur um die postembryonale Entwickelung der Gefässe, da ja beim Embryo ein anderer Bildungsmodus vorkommt, welcher hier keine Berücksichtigung finden kann.

Eine gute Arbeit liegt uns bereits aus dem Jahre 1869 von *Golubew* [1]) vor, der die Darstellungen von *Kölliker, His, Auerbach, Chrzonszszewsky* [2]), *Eberth* [3]) und Anderer zum Theil bestätigt, zum Theil erweitert.

Die Gefässe erscheinen nach *G.* bei ganz jungen Larven von Rana temporaria lange vor dem Auftreten der hinteren Extremitäten, und zwar an der dorsalen Seite früher als an der ventralen. Immer geht das Erscheinen sternförmiger Gewebselemente dem Auftreten der Gefässe voraus und diese Thatsache ist so constant, dass eben aus miteinander in Verbindung tretenden Sternzellen sich später Gefässe entwickeln. Jedoch treten nach *G.* diese Sternzellen in keine Beziehung zur Gefässbildung, dieselbe wird vielmehr einzig und allein durch Sprossung vermittelt.

Die feinen trichterförmigen Ausläufer sind die Endzellen der Gefässe selbst, die sich ausserordentlich weit vorschieben, um dann mit anderen Gefässenden zusammenzutreffen und mit ihnen die erste Gefässschlinge zu bilden.

Die sich vereinigenden Gefässe scheinen erst eine Zeit lang neben einander herzulaufen, bis sie verschmelzen, und dann besitzt dieses Vereinigungsstück noch kein Lumen, sondern ist durch einen „Pfropf" verstopft. Allmählich geht die Aushöhlung der neuen Gefässsprosse von der trichterförmigen Basis her vor sich und der Pfropf wird dann ebenfalls durch das Hineintreten von Blutkörperchen durchbrochen.

Von neueren Arbeiten ist wohl die wichtigste die von *Ziegler* [4]), welcher die Gefässneubildung in normalen Granulationen und zwischen Glasplättchen, die er unter die Haut der Untersuchungsthiere einschob, studirte. *Z.* gelangte zu der Annahme, „dass im Allgemeinen die Gefässneubildung in Granulationen auf dem Wege der Sprossenbildung geschieht. Die ursprünglich soliden Sprossen werden durch Aushöhlung in Gefässe übergeführt. Sie sind nicht als protoplasmatische Ablagerungen aus dem Blute aufzufassen, sondern als Zellfortsätze zunächst der die Gefässwand constituirenden Zellen, wahrscheinlich aber auch von ausserhalb der Gefässwand gelegenen Elementen, welche, wie die Fibroplasten, Abkömmlinge farbloser Blutkörperchen und durch Verschmelzung mehrerer entstanden sind. Sie bilden verschieden gestaltete Ausläufer, welche untereinander sowohl als mit Gefässen oder deren Sprossen in Verbindung treten Sehr wahrscheinlich wird ein Theil dieser Fortsätze später zu Gefässröhren umgestaltet und entstehen also die Gefässe intracellulär.

Die Sprossenbildung der Gefässe ist ein eigener activer Vorgang, nicht von der Richtung des Blutstromes abhängig. In den Zellennetzen, welche mit der Gefässwand oder deren Sprossen in Verbindung treten, zeigen sich nicht selten im Innern einzelner Verbindungsfäden homogene,

---

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Band V. p. 49. m. Taf. V. Beiträge zur Kenntniss des Baues und d. Entwickelungsgeschichte der Capillargefässe des Frosches.

[2]) *Virchow's* Arch. Bd. 35. Taf. V. Fig. 2.

[3]) Würzburger Naturwissensch. Zeitschrift. Bd. VI. p. 29, und separat. Würzb. Stahel 1865.

[4]) Untersuchungen über pathologische Bindegewebs- und Gefässneubildung. Würzburg, Staudinger 1876.

zum Theil mit Höhlung versehene Fäden, die man wohl mit der Bildung eines Gefässlumens in Zusammenhang bringen muss. Eine intercelluläre Gefässbildung ist indessen nach *Z.* neben der gewöhnlichen intracellulären in Granulationen nicht ganz auszuschliessen.

Ganz entgegengesetzt behauptet *Thin* [1]), dass die Blutgefässe in den Spalträumen des Bindegewebes ihren Ursprung nehmen und dass ihre Wandung, auch die Endothelauskleidung, erst durch secundäre Anlagerung von Bindegewebszellen entsteht. Jeder Capillarbildung würde also zunächst ein Erguss von Plasma in die interfasciculären Spalten voraufgehen, der erst dann von Seiten der extravasirten weissen Blutkörperchen die Bildung der aus Spindelzellen aufgebauten Capillarwand folgen würde.

Ferner sind zu erwähnen die Arbeiten von *Nadiescka, Schultz* [2]), *Pfitzer* [3]), *Raab* [4]) und Anderer, welche sich meistens nur mit der Bildung und Resorption des nach Verletzungen entstehenden Thrombus beschäftigen und die Narbenbildung berücksichtigen. Sie kommen alle zu dem Resultate, dass die Neubildung der grösseren Gefässe durch die Wucherung der Endothelzellen eingeleitet wird und unter Zutritt von Leukocyten ihren weiteren Verlauf nimmt.

In der neuesten Auflage seines „Lehrbuches der allgemeinen und speziellen pathologischen Anatomie und Pathogenese", (Jena 1882), spricht *Ziegler* sich im Anschluss an seine vorher eingehend besprochene Arbeit p. 131 dahin aus, dass „die Entwickelung neuer Blutgefässe auf dem Wege der Sprossenbildung von Seiten der Wand praeexistirender Gefässe erfolgt." Die Vermuthung, dass auch Leukocyten und Bindegewebskörperchen sich an der Neubildung betheiligen, lässt er neuerdings vollkommen fallen.

Mustergültig sind ferner die Arbeiten von *Arnold* [5]) über die Gefässentwickelung; es wird hier zuerst nachgewiesen, dass es sich bei der Neubildung der Endothelzellen nicht um einen gewöhnlichen Zelltheilungsprocess handele, sondern dass hier eine wahre Knospung stattfindet, bei welcher das primum agens nicht vom Zellkern, sondern vom Protoplasma ausgeht.

Diesen letztgenannten Arbeiten wollen wir bei der Betrachtung unseres Regenerationsprocesses folgen und vergleichen, in wie fern sich die Beobachtungen der erwähnten Forscher mit unseren eigenen vereinigen lassen.

Bei den Amphibien ist nach der Amputation des Schwanzes oder einzelner Gliedmassen die Blutung, falls die Operation im Wasser vorgenommen wurde, ziemlich minimal. Aus den Hauptgefässen ergiesst sich ein feiner Blutstreifen in das Wasser, der bald Gerinnungserscheinungen zeigt und nun von den Thieren eine kurze Zeit mit umhergeschleppt wird. Bald stösst sich derselbe durch die Bewegung der Thiere ab und wird häufig die willkommene Beute desselben Individuums, welches soeben verletzt wurde. Diesen Fall habe ich oftmals bei Urodelen und ihren Larven beobachten können; er ist ein weiteres Zeichen, wie gering die Schmerzempfindung bei diesen Thieren sein muss.

---

[1]) On the formation of blood vessels, as observed in the omentum of young rabbits. Quart. journ. of microsc. science. p. 241—251.

[2]) Ueber die Vernarbung von Arterien nach Unterbindungen und Verwundungen. Berner Dissertation. Leipzig 1877. Deutsche Zeitschrift f. Chirurgie. Bd. IX. p. 84 ff.

[3]) Ueber den Vernarbungsvorgang an durch Schnitt verletzten Blutgefässen, Königsberger Dissert. 1879.

[4]) Ueber die Entwickelung der Narbe im Blutgefäss nach der Unterbindung Bd. XXIII. p. 156—202. *Langenbeck's* Arch. f. klin. Chir. und *Virchow's* Arch. Bd. 77. p. 397— 420.

[5]) *Virchow's* Archiv. Bd. 53 und 54.

Die Gefässe contrahiren sich sofort nach Abstossung des geronnenen Blutes, dessen letzter Theil als Thrombus dient und die Lumina vollkommen verstopft.

Beim erwachsenen Landsalamander ist die Blutung schon bedeutender; auch reagiren die Thiere heftiger gegen die Verletzung, ebenso wie die Eidechsen und Ascalaboten, welche sich sofort in einen dunkelen Winkel oder unter Steine zu verkriechen suchen.

Eine Eidechse kann man leicht durch mehrfache kurz hintereinander ausgeführte Amputationen durch den Blutverlust so schwächen, dass der Tod eintritt. Hier liegen aber auch spezielle morphologische Verhältnisse vor, die eine stärkere Blutung bedingen, wie bei den Amphibien. Durch *Schöbl* [1]) wurde neuerdings nachgewiesen, dass die vielfach verästelten Gefässe im Fettkörper der Lacertiden ein Wundernetz bilden. Wird dasselbe nun durch den Bruch des Schwanzes verletzt, so tritt natürlich auch eine grössere Blutung ein wie bei den Urodelen, welchen dasselbe fehlt, oder bei denen es nur in geringerem Maasse entwickelt ist. Die Caudalarterie und Vene besitzen einen so geringen Durchmesser, dass durch sie allein wenig Blut zum Austritt gelangen könnte; er ist bei einzelnen Arten so klein, dass oftmals die feinsten Canülen zur Injection noch zu grob sind, während sich die Blutgefässe des Schwanzes der Urodelen ziemlich leicht injiciren lassen.

Bei den Urodelen und deren Larven habe ich die Regeneration der Blutgefässe von den ersten Stadien an betrachten können und gefunden, dass hier die Verhältnisse so klar und übersichtlich liegen, dass die Deutung der Bilder durchaus keine Schwierigkeiten bereitet. Während die Capillargefässe sich einfach dadurch schliessen, dass die Zellwandung an der Schnittstelle sich contrahirt, wird der kleine Pfropf, welcher die Arteria caudalis verstopft, sehr bald durch einen körnigen Zerfall der Elemente in feine Partikelchen aufgelöst, die dann, wenn der Epithelialüberzug der Wunde vollendet ist, mit in das zellige Blastem hineinragen und hier höchst wahrscheinlich von den Leukocyten aufgenommen werden, welche in grosser Anzahl in der Gegend des verletzten Blutgefässes erscheinen. Auch einige wenige Zellen der Gefässwandung, besonders die, welche durch den Schnitt verletzt wurden, zerfallen und gehen mit dem Thrombus zu Grunde. Sehr bald aber tritt mit dem Wachsthum des axialen Gewebes auch eine Proliferation der Gefässzellen auf, und zwar treiben zuerst die feinsten Capillaren seitliche Sprossen und Knospen, die sich schlingenförmig bis dicht unter das Epithel erstrecken, während die Regeneration der grösseren Gefässe erst in etwas späterer Zeit eintritt.

Ich sehe die erste Anlage einer Sprosse, ganz wie dies *Arnold* beschrieben hat, zuerst durch einen seitlichen Protoplasmavorsprung markirt, der eine ganz bedeutende Länge erreichen kann, bis der Kern der Endothelzelle, von welcher er ausgeht, sich nun auch, und zwar durch einfache Kerntheilung wie mir scheint, theilt, denn Mitosen konnte ich bei diesem Vorgang niemals beobachten, wohl aber oftmals einfache, schuhsohlenförmige Einschnürungen.

Auch hier besitzen die Kerne der Endothelzellen ein viel zu geringes Kerngerüst, als dass ich an indirecte Kerntheilung denken könnte, in einzelnen Fällen fehlt sogar die chromatische Substanz, ausser einem oder zwei Kernkörperchen, gänzlich.

Auch ich wurde zuerst zu der Ansicht verführt, dass Wanderzellen oder auch fixe Bindegewebskörperchen an der Bildung des neuen Capillarrohres mit theilnähmen; sorgfältige und fortgesetzte Betrachtung lehrte jedoch, dass alle diese Bilder auf Täuschung beruhten und dass das

[1]) Ueber Wundernetzbildungen im Fettgewebe etc. Arch. f. m. Anat. Bd. XXIV. p. 92 ff.

neue Capillarrohr nur durch Sprossung entsteht und mit anderen in Verbindung tritt, ganz wie dies schon von *Arnold* beschrieben wurde.

Hier finden wir also durchaus keinen Unterschied zwischen der normalen Entwickelung und dem Regenerationsprocess.

Auch bei den grösseren Gefässen findet vielleicht nur in sofern eine gewisse Abweichung von dem von früheren Forschern beschriebenen Entwickelungsmodus statt, als derselbe bei den Urodelen und besonders bei den Larven derselben sehr schnell verläuft.

Die Proliferation der Endothelzellen geht auch hier sehr schnell vor sich, die übrigen Schichten der Intima und Adventitia folgen etwas später nach.

Ueberall entwickeln sich die Elemente der Reihe nach derartig, dass zuerst ein Endothelrohr gebildet wird, zu welchem eine bindegewebige Schicht und später die glatte Muskulatur in mehreren Lagen hinzutritt. Wie sich die glatten Muskelfasern theilen, habe ich mit Bestimmtheit leider nicht beobachten können, doch ist bei ihnen der indirecte Kerntheilungsprocess nicht ausgeschlossen, da die Kerne der der Schnittfläche am nächsten liegenden Fasern reichlich chromatische Substanz enthielten.

Wie verhält es sich nun mit den Reptilien, deren eigenthümliches Blutgefässsystem im Schwanze, wie *Schöbl* ganz richtig bemerkt, schon für den Regenerationsprocess besonders eingerichtet zu sein scheint?

Ich habe nicht nur bei den grösseren Gefässen, sondern auch bei allen kleinen Gefässschlingen des Wundernetzes eine Verstopfung durch Blutgerinnsel beobachten können. Dies hängt wohl erstens mit dem Zutritt der Luft und zweitens mit dem langsameren Regenerationsprocess der gesammten Gewebe zusammen.

Ist der Schorf am abgebrochenen Schwanzstumpfe einer Eidechse abgefallen und hat sich das bekannte, der Querachse des Thieres sich anpassende, aus Spindelzellen bestehende Narbengewebe gebildet, so tritt auch die Reduction des Thrombus und die Bildung neuer Gefässe auf.

Leider ist eine directe Beobachtung des Entwickelungsvorganges bei diesen Thieren nicht möglich, wie bei den kleinen Larven der Urodelen z. B., und man muss desshalb seine Zuflucht zu Schnittserien nehmen.

Durch Combination von Längs- und Querschnitten kann man sich nun überzeugen, dass sehr bald ein ausserordentlich reiches Netz von Capillaren und Lacunen entsteht und dass besonders die Hauptgefässe in grosse, mit Blutkörperchen dicht angefüllte Lacunen auslaufen, deren Wandung aus einer einzigen Schicht feiner, zarter Zellen besteht, deren Lumen aber oftmals das der Gefässe um das 4—5fache übertrifft.

Zuerst sind diese Lacunen klein und vollkommen geschlossen, später entwickeln sich von hier aus nach allen Richtungen hin feine Capillaren, die hier aber, wie mir scheint, durch den Druck des Blutes ihre Richtung erhalten und nicht, wie bei den Urodelen, eine von demselben unabhängige Wachsthumsrichtung einschlagen.

Einen Zusammenhang der Zellen der Lacunenwandung mit den Endothelzellen der alten Gefässe konnte ich in jedem Falle constatiren, nicht aber ob dieselben auch von diesen abstammen, da, wie gesagt, eine Untersuchung des frischen Objectes unmöglich ist; doch glaube ich durch die Analogieen bei anderen Thieren vollkommen berechtigt zu sein, dies anzunehmen.

Ueber die folgende Entwickelung des Gefässnetzes ist weiter nichts zu sagen, als dass eine

Arteria und Vena caudalis sich niemals wieder vollkommen erneuert, der regenerirte Schwanz wird vielmehr auch im ältesten Stadium nur durch ein grosses Netzwerk von feinen Gefässen durchzogen, denen meistens die Muskularis fehlt, die aber durch ihre Anzahl vollkommen die stärkeren Gefässe ersetzen.

So komme ich zu dem Schluss, dass die Regeneration der Gefässe bei den Amphibien sich vollkommen dem normalen postembryonalen Entwickelungstypus anpasst und dass die kleinen Abweichungen bei den Reptilien bedingt sind durch die morphologischen Structurverhältnisse des normalen Schwanzes sowohl, wie durch die Anpassung an die abweichende Skeletbildung bei der Regeneration dieses Theiles.

Vor Allem muss aber der Grundsatz festgehalten werden, dass die Elemente der Wandung des neuen Gefässes nur aus denen der alten entstehen können und dass ein Hinzutreten von Leukocyten oder bindegewebigen Elementen wenigstens beim Beginn der Regeneration höchst unwahrscheinlich ist.

9. Schluss.

Wenn wir nun noch einmal die gesammte Reihe der Ergebnisse in betreff der Regenerationsfrage überblicken, wie sie oben dargestellt wurde, so ergeben sich hieraus einige Schlussfolgerungen, die vielleicht nicht nur für die in Rede stehenden Verhältnisse, sondern für die gesammte Biologie ihre Bedeutung besitzen. Schon in der Vorbemerkung wurde erwähnt, dass bei der Untersuchung der Regenerationserscheinungen Fragen gestreift werden, welche mit zu den schwierigsten Problemen unserer Wissenschaft gehören; sehen wir jetzt, was aus denselben zur endgültigen Entscheidung und Lösung dieser Probleme beizutragen geeignet sein kann.

Unbedingt ist es die Zellenlehre, welche bei dieser Untersuchung zuerst in Betracht kommen muss; bauen sich doch alle Gewebe und Organe nicht nur beim Embryo, sondern, wie wir gesehen haben, auch bei der Regeneration aus diesen einfachen, sogenannten Elementarorganismen auf. Ich bin schon bei der Besprechung der Epithelregeneration auf einige Streitfragen näher eingegangen, die in der Zellenlehre noch herrschen; inzwischen sind jedoch wiederum neue bahnbrechende Arbeiten erschienen, welche zum Theil eine veränderte Auffassung der dort geschilderten Verhältnisse bedingen, dennoch glaube ich nicht gezwungen zu sein, irgend welche von meinen dort auf Grund meiner Beobachtungen ausgesprochenen Ansichten zurücknehmen zu müssen; wohl aber lassen dieselben sich bedeutend erweitern. Die Frage, ob eine freie Kernbildung, eine freie Zellbildung existire, musste ich dort offen lassen; auch meine neueren Untersuchungen geben mir nun keinen Grund, eine solche freie Kern- und Zellbildung vollkommen in Abrede zu stellen. Ob dieselbe allerdings in dem Maasse auftritt, wie ich es damals anzunehmen geneigt war, ob nicht vielleicht kleinste Kernpartikelchen im Stande sind, um sich herum und aus sich heraus wiederum Kerne und Zellen zu erzeugen, das endgültig zu entscheiden bin ich auch heute ebensowenig im Stande, wie damals. Logisch scheint mir kein Grund aufführbar, welcher eine freie Kern- und Zellbildung undenkbar machen könnte, man hat sich aber heut zu Tage daran gewöhnt, den alten *Virchow*'schen Satz: omnis cellula e cellula mit *Flemming* dahin zu ergänzen: omnis nucleus e nucleo. Fast sämmtliche Vertreter der modernen Histologie wenden sich dieser Auffassung zu und namentlich suchen die jüngsten Arbeiten von *Flemming, Strasburger, Pfitzner* und *Brass* erneutes Beweismaterial beizubringen. Allerdings sagt *Flemming* in seinem Zellenbuche in einem Passus über die Regeneration [1]), nachdem er einige der hierauf bezüglichen Arbeiten, namentlich die von *Arnold*

[1]) *Flemming*, W. Ueber Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882; pag. 369

Eberth, Hoffmann, Klebs und *Mayzel* citirt hat: „Es wäre angesichts dieser Dinge vollkommen unberechtigt, das Vorkommen freier Kernbildung zu leugnen, jedoch scheint mir, dass man es auch hier noch nicht für erwiesen halten kann, sondern zu berücksichtigen hat, dass die abnormen Verhältnisse in einer Gewebswunde auch Veränderungen der Zellen mit sich bringen könnten, welche mit einer Zellneubildung doch vielleicht nichts zu thun haben und welche gerade den besprochenen Bildern zu Grunde liegen könnten."

Nach allem, was wir darüber wissen, ist diese Frage noch als eine offene zu betrachten; wenigstens darf man die einschlägigen Bemerkungen von *Balfour, Kölliker* und Anderen auch nicht so ohne weiteres als blosse Phantasieen betrachten und unbeachtet lassen. Ich finde also für diese Frage auch keine direkte Lösung, sondern kann nur auf die Ausführungen verweisen, die ich pag. 55 und 56 bereits gegeben habe.

Was dagegen die Lehre von der Zelltheilung anbetrifft, so glaube ich hierzu einen Beitrag geliefert zu haben, der diesen Vorgang in anderer Weise erscheinen lässt, als man ihn in der letzten Zeit aufzufassen gewohnt ist. In der gesammten neueren, nicht nur histologischen, sondern auch zoologischen und systematischen Literatur, findet man ein eigenthümliches Merkmal allen Arbeiten aufgedrückt; sie sind beeinflusst durch die bahnbrechenden Entdeckungen von *Flemming, Strasburger Pfitzner* und Anderen, charakterisirt durch eine sonderbare Hast, mit der überall nach den sogenannten karyokinetischen Figuren gesucht wird. Aus meinen vorhergegangenen Darstellungen bereits wird hervorgegangen sein, dass ich nicht zu den Proselytenmachern für diese sogenannte indirekte Kerntheilung und Zelltheilung gehöre; vielmehr muss ich, gestützt auf das was, ich gesehen habe, annehmen, dass der Process der Kern- und Zelltheilung ein viel einfacherer ist, als er jetzt gewöhnlich dargestellt wird. Es findet sich an den so ausserordentlich zarten embryonalen Geweben, wie sie an den verletzten Stellen des Thierkörpers auftreten, ein Modus der Zelltheilung, wie er jüngst an einzelnen Protozoen, namentlich von *Gruber* und *Brass* beobachtet worden ist. In allen den Geweben, welche durch den Einfluss der Verletzung, den pathologischen Reiz sich zu Embryonalgeweben wiederum umgebildet haben, finden sich nur ganz selten typisch ausgeprägte Fadennetze in den Kernen, das Chromatin ist in demselben vielmehr ganz diffus vertheilt; und trotzdem sind diese Zellen im Stande, durch massenhafte Proliferation neue Gewebselemente aus sich hervorgehen zu lassen.

Ich muss also neben der indirekten Kerntheilung, welche der allein dominirende Modus der Theilung geworden zu sein schien, auch noch und zwar gerade bei der Neubildung der Gewebe den viel einfacheren Vorgang der directen Einschnürung oder auch Sprossung und Knospung nicht nur für die Leucocyten in Anspruch nehmen, sondern für die gesammten Gewebselemente, welche hier in Frage kommen. Damit stelle ich mich allerdings in einen direkten Gegensatz zu den Anschauungen, wie sie selbst in die Lehrbücher der pathologischen Anatomie übergegangen sind und durch *Ziegler* [1]) ihren Ausdruck gefunden haben: „Der eben beschriebene Vorgang der indirecten Kern- und Zelltheilung kann als Paradigma für die pathologischen Zellbildungsvorgänge gelten. Beweisende Untersuchungen, dass die Kerntheilung auf anderem Wege, d. h. direct ohne Structurveränderungen in ihrem Innern durch einfache Durchschnürung sich vollziehen kann, liegen nicht

[1]) *Ziegler, E.* Lehrbuch der allgemeinen und speciellen pathologischen Anatomie und Pathogenese. Jena 1882. 2. Auflage pag. 116.

vor, und auch für die freie Entstehung eines Kernes oder einer Zelle aus einem Blastem sind keine sicheren Beobachtungen aus dem Gebiete pathologischer Zellenbildung beizubringen.“ Ferner sagt *Ziegler* (pag. 117): „Man hat eingeschnürte, bohnenförmige Kerne, die man fand, als Vorstadien der Theilung angesehen und in der Vermehrung der Kernkörperchen glaubt man den ersten Schritt zur Theilung erblicken zu dürfen. Diese Anschauung muss verlassen werden. Diese verschiedenen Kernformen haben ihre Entstehung theils in der Contraction der Kerne, theils in einer Schrumpfung derselben bei der Härtung; höchstens eine Vergrösserung des Kernes kann in eine Beziehung zur Theilung gebracht werden. Die Vermehrung der Kernkörperchen steht in keinem Zusammenhang mit der Kerntheilung.“

Wo bleiben nun bei dieser so schroff und prägnant ausgesprochenen Ansicht die Leukocyten, bei denen noch niemals eine indirecte Theilung nachgewiesen werden konnte, wo bleiben die an den ersten Regenerationsstadien der Epidermis erwachsener Urodelen beobachteten Theilungserscheinungen, wie soll man sich endlich die von *Brass* nachgewiesenen Theilungsphaenomene an hungernden Zellen erklären?

Unbedingt geht *Ziegler* sowohl, als auch die anderen Forscher, die diesen Ansichten huldigen, zu weit darin, wenn sie die directe Zelltheilung überhaupt leugnen. Gerade in der pathologischen Neubildung bei den Urodelen spielt dieselbe eine ganz bedeutende Rolle, wie wir gesehen haben. Eigentlich widerspricht sich auch *Ziegler* selbst, wenn er die oben angeführten Sätze in voller Geltung erhalten will, denn er war es vor allem, der nachwies, dass bei der Gefässneubildung die Mutterzelle einen kürzeren oder längeren Fortsatz treibt, der erst später Kerne erhält und sich von seiner Mutterzelle abgrenzt. Bei diesem Vorgang hat weder *Ziegler*, noch irgend jemand von den neueren Untersuchern eine indirecte Kerntheilung wahrnehmen können; ich halte dieselbe bei diesen Knospungserscheinungen ganz und gar aus- geschlossen.

Dass andererseits auch eine Proliferation vollständig chromatinloser Zellen stattfindet, habe ich schon pag. 55 angedeutet; auch in einer kurzen Mittheilung im zoologischen Anzeiger [1]) bin ich hierauf eingegangen. Hier muss kurz recapitulirt werden, dass ich mit *Mayzel* vor allem darin übereinstimme, dass die jüngsten proliferirenden Zellen am Wundrande einen homogenen, bläschenförmigen Kern besitzen, dass die jungen Zellen ursprünglich platt, später kugelig sind, und dass niemals, weder im Zellenleibe, noch im Kerne eine bestimmte Anordnung der Chromatinfäden zu erkennen ist. Und dennoch vermehren sich diese Zellen, und noch dazu mit ausserordentlicher Schnelligkeit! Binnen 2 Stunden ist bei Siredon eine 1 mm breite Wunde wieder vollständig mit Epithel bedeckt, das unbedingt aus dem alten seinen Ursprung nimmt. Die Phaenomene der Karyokinese können hier also gar nicht auftreten, sie sind einfach unmöglich, weil Chromatin in diesen neugebildeten, ausserordentlich zarten Zellen entweder noch vollständig fehlt, oder doch noch nicht, wenn wir der Anschauung von *Brass* huldigen, als Nahrungsplasma, oder, wie ich es nennen möchte, als Reservenahrstoffe, deponirt werden konnte.

Sollen nun auch hier diejenigen Formen, die man früher als Stadien der directen Zelltheilung beschrieben hatte, schuhsohlenförmige Einschnürung der Kerne, Krümmungen und Vergrösserungen derselben, als Kunstproducte gedeutet werden, oder wird man sich hier zu der Annahme entschliessen können, dass dieselben an dieser Stelle, wie auch in anderen Gewebsformen, zur Kern-

[1]) *Brass* und die Epithelregeneration. Zool. Anz. 1883. pag. 683.

theilung resp. Zelltheilung hinüber führen? Es scheint mir nichts logischer zu sein, als diesen letzteren Schluss direct aus den angegebenen Beobachtungen abzuleiten: eine rege Proliferation ist vorhanden; Chromatin dagegen fehlt entweder vollständig, oder ist nur in unregelmässigen Klümpchen oder Körnchen eingelagert. Ist es da nicht ausserordentlich plausibel, anzunehmen, dass hier eine sogenannte directe Kern- und Zellentheilung eintritt?

Befreien wir uns doch einmal von dem Wahn, welcher uns so lange befangen hat, dass zu jeder Zelltheilung wirklich diese typischen Figuren gehören müssten, wie sie ja allerdings auch in vielen Geweben auftreten. Die directe Theilung ist doch sicher ein viel einfacherer Vorgang, und bekanntlich gehören die einfachsten Vorgänge in der Natur zu den häufigsten. Sie wird eingeleitet durch eine einfache Einschnürung, während im anderen Falle auch in embryonalen Zellen erst grosse und besondere Vorbereitungen getroffen werden müssen, entweder von Seiten des Chromatins oder des ungefärbten Protoplasmas oder sonst eines Substrates in der Zelle, das morphologisch bisher noch nicht nachgewiesen werden konnte.

Sehen wir uns die Arbeiten, welche über die indirecte Kern- und Zelltheilung handeln, hierauf noch einmal genauer an, so werden wir uns der Ansicht nicht verschliessen können, dass trotz der reichlichen Befunde, welche von allen Seiten constatirt wurden, trotz der zahlreichen Bestätigungen, welche die *Flemming*'schen und *Strasburger*'schen Beobachtungen erhielten, die karyokinetischen Figuren im Verhältniss zu dem Gesammtwachsthum der einzelnen Gewebe immerhin doch nur spärlich auftreten. Für manche Gewebsarten sind sie allerdings, wie ich ja sehr gern zugebe, der alleinige Typus, nach welchem der Zelltheilungsprocess vor sich gehen kann; so wird man z. B. die Theilungsfiguren an Eiern und an Spermatoblasten wohl niemals vermissen, auch wird stets an denjenigen Geweben, aus welchen durch besondere Differencirungen mehrere verschiedenartige Gebilde hervorgehen, eine solche Metamorphose des Kernes eintreten. Das ist beim ausgebildeten Thiere vor allem einmal der Fall in der Epidermis, aus derselben gehen die verschiedenartigsten Organe hervor; es werden Drüsen aus derselben gebildet, Hautsinnesorgane, Follikel der verschiedenartigsten Gestalt, Papillen, Haare, Federn u. s. w.

Durchmustern wir nun genau diejenigen Theile, in welchen sich in der Epidermis die meisten Kerntheilungsfiguren vorfinden, so ist es nicht schwer, zu erkennen, dass höchst wahrscheinlich alle diese typischen Figuren nur dort auftreten, wo es zur Bildung eines speciellen Organes kommt. Ich möchte auf meine oben genauer dargestellten Beobachtungen verweisen, dass diese Figuren bei den Larven von Tritonen, bei Proteus und Siredon sowohl bei der Bildung der Hautdrüsen, nicht nur der Cutisdrüsen, sondern auch der sogenannten *Leydig*'schen Schleimdrüsen und bei der Bildung der Hautsinnesorgane auftreten. Es geht also hier aus den einfachen Epidermiszellen durch Theilung ein ganz specifisches Organ hervor, das vor allen andere physiologische Functionen zu erfüllen hat, als die umgebenden Epithelzellen.

Nach den Ausführungen von *Brass* und den oben erwähnten Thatsachen dürfte es nun nicht unwahrscheinlich sein, dass gerade diejenigen Epithelzellen, aus denen sich die betreffenden Organe entwickeln, eine besondere Menge von Reservenahrstoffen als Chromatin in sich aufgehäuft haben, durch welche dann das Bild der sogenannten indirecten Kerntheilung hervorgebracht wird. Dass aber neben dieser indirecten in der Epidermis auch die directe Kerntheilung vorkommt, glaube ich unbedingt annehmen zu müssen, da einzelne Bilder, wie ich sie namentlich von Siredon und Tritonenlarven erhielt, nicht anders gedeutet werden können. Ich verweise namentlich auf die eigen-

thümliche Gestalt, welche einzelne Mantelzellen des in Taf. III, Fig. 13 abgebildeten Hautsinnesorganes aufweisen, die aus mechanischen Ursachen nur als in Proliferation begriffen aufgefasst werden können.

Auch bei anderen Geweben kann ich in den ersten Stadien der Regeneration keinen anderen Kern- und Zelltheilungsvorgang auffinden, als den der genannten directen Theilung. Oftmals geht diese Theilung unmittelbar von den Kernen aus, wie das beim Rückenmark angedeutet wurde, da hier die sogenannten Körner, welche in dem embryonalen Gewebe des Wundrandes auftreten, entweder vollständig freie Kerne repräsentiren, oder doch nur von einem so geringen Protoplasmamantel umgeben sind, dass derselbe bei diesen Erscheinungen nicht in Betracht kommt.

Hierdurch wird ein Gegensatz documentirt zu der von *Strasburger* ausgesprochenen Ansicht, dass das primum agens bei der Zelltheilung ausgehe von dem Protoplasma; er äussert sich geradezu dahin, dass das Zellplasma in den Kern eindringe und hier einen Gegensatz in demselben herbeiführe, der zur Theilung den Anstoss gebe. Dieses Eindringen von Protoplasma in den Kern wird hier zur Unmöglichkeit; jedoch auch bei solchen Zellen, bei denen der protoplasmatische Hof eine bedeutende Stärke erreicht hat, wie z. B. bei den typischen Ganglienzellen des Rückenmarkes, kann ich mich nicht zu der *Strasburger*'schen Ansicht bekennen. Im Gegentheil glaube ich, dass überall, wo es sich um eine einfache Zelltheilung handelt, bei der Regeneration der Anstoss zur Theilung stets vom Kerne ausgeht, mag auch das Chromatin in demselben noch so diffus vertheilt sein.

Anders liegen die Verhältnisse allerdings bei denjenigen Formen der Theilung, die man als Knospung bezeichnen muss und die ganz allgemein nur dem Bindegewebe zukommen. Sowohl bei den Gefässen wie bei den Urzellen des späteren fibrillären Bindegewebes tritt dieser Theilungsmodus ein, bei den jüngsten Zellen ebenfalls ohne die typischen karyokinetischen Figuren.

Naturgemäss werden uns neben den für die Zellenlehre so wichtigen Thatsachen der Theilung und Umwandlung der Elementarorganismen auch die Fragen nach der Herkunft der verschiedenen Gewebe interessiren müssen. Bekanntlich sind in neuerer Zeit ziemlich viele Theorien für die Gewebsbildungen aufgestellt worden, von denen die älteste wohl *Remak* zuzuschreiben ist. *Remak* hielt vor allen Dingen das genetische Princip bei der Eintheilung und Classificirung der Gewebe als Basis fest, und auch *Rauber* [1]) spricht sich neuerdings im Sinne der älteren Anschauung aus. Dem gegenüber steht die Auffassung der Eintheilung der Gewebe nach ihrer Function, deren Hauptvertreter heute wohl noch *Leuckart* sein dürfte. Entsprechend seiner Ansicht einer secundären Furchung bekennt sich *Waldeyer* zu folgendem histologischen Systeme: er theilt die Gewebe in die zwei Hauptklassen der archiblastischen und parablastischen. Die Theorie von *His* über die Entstehung des Parablastes aus dem ursprünglich ungefurchten Dotter des Eies, brauche ich hier nicht weiter zu erörtern, da sie durch den neuesten Aufsatz von *Kölliker* [2]) einer genauen Besprechung unterzogen wird.

Diese angeführten Eintheilungen der Gewebe führen uns zur Betrachtung der Keimblätter und damit auch naturgemäss zu dem von *Haeckel* aufgestellten Satze von der Homologie der Keimblätter; eine grosse Zahl von hervorragenden Forschern hängt den von *Haeckel* in seiner Gastraea-

[1]) Sitzungs-Berichte d. naturf. Gesellsch. zu Leipzig. 10. Jahrg. 1883, pag. 13. Die Entwickelung der Gewebe des Säugethierkörpers und die histologischen Systeme.

[2]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL. Pag. 179. ff. „Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe."

theorie ausgeführten Sätzen über die Homologie dieser Primitivorgane noch heute an. Aber schon vor Jahren wandte sich *Leuckart* gegen die Annahme, dass diese Keimblätter als histogenetische Primitivgebilde zu betrachten seien. Später schloss *Götte* sich diesen Ansichten an, und auch *Kölliker* [1]) sprach es unumwunden aus: „Die 3 Keimblätter sind keine histologischen Primitivorgane, vielmehr hat jedes derselben die Fähigkeit, alle Hauptgewebe aus sich zu erzeugen."

Forschen wir nun, ob aus den von mir aufgeführten Verhältnissen sich etwas zur Entscheidung dieser Streitfrage beibringen lässt.

Wir haben gesehen, dass aus der Epidermis wiederum nur Epidermis hervorgeht, die aus ursprünglich vollständig gleichartigen Zellen besteht, aus denen erst später durch Differencirungen die besonderen eigenthümlichen Organe der Haut gebildet werden. Ebenso entsteht das Nervensystem, sowohl der Centralcanal, wie das peripherische, direct aus dem früheren Nervensystem, und zwar aus dem hier in Betracht kommenden Centraltheil, dem Rückenmark. Es bilden sich aus demselben durch Hervorwachsen aus den Epithelzellen des Centralcanales die Spinalganglien, aus diesen sprossen wiederum die peripheren Nerven hervor. Ebenso verhält es sich mit der Muskulatur. Auch die neugebildeten Muskelfasern gehen aus den alten hervor, und zwar nach den oben dargestellten Thatsachen durch Abspaltung besonderer Formelemente, die als embryonale Muskelfasern zu deuten sind.

Die grosse Gruppe der bindegewebigen Substanzen vermag allerdings wohl Gewebe der verschiedensten Art hervorzubringen; wir haben hier wiederum eine Bestätigung der alten Auffassung, nach welcher die Bindesubstanz in eine Gruppe zu vereinigen sein dürfte. Aus den embryonalen Bindegewebszellen geht hervor die Cutis mit ihren Chromatophoren, es gehen die bindegewebigen Scheiden der Muskeln, das Perimysium und das Skelet, soweit es aus Faserknochen besteht, daraus hervor. Ob allerdings Knorpelzellen, überhaupt die erste Anlage des Knorpels, aus gewöhnlichen Bindegewebszellen sich regeneriren kann, oder ob hierzu nur die alten, embryonal gewordenen Knorpelzellen des Wundrandes tauglich sind, das konnte ich aus meinen Praeparaten nicht definitiv entscheiden. Für die Auffassung, dass auch Knorpel sich aus dem axialen Blasteme, welches den regenerirten Schwanz der Urodelen durchzieht, herausbilden kann, sprechen allerdings gewisse Thatsachen, deren ich bereits an dem betreffenden Orte gedacht habe. Aus dem Bindegewebe bilden sich ferner die Gefässe, und zwar durch eine eigenthümliche Knospung der einzelnen Zellen.

Diese eben besprochenen Gewebe nehmen ihren Ursprung bei den höheren Thieren und namentlich bei den hier in Frage kommenden Amphibien und Reptilien aus 2 Keimblättern, dem Ektoderm und dem Mesoderm; ein entodermales Gewebe kommt bei unseren Untersuchungen nur einmal in Betracht, und das ist die Chorda. Dieser Vorläufer des Skeletsystemes nimmt, nach den übereinstimmenden Beobachtungen aus dem Entoderm seinen Ursprung; eine Regeneration dieses Gewebes findet, wie wir gesehen haben, nur bei den Larven der Anuren statt; selbst bei den jüngsten Tritonenlarven, namentlich aber auch bei den älteren Larven und den erwachsenen Thieren findet eine Regeneration der Chorda niemals statt. Liegt das nun vielleicht daran, dass das Entoderm, aus dem sie sich ja entwickelt, hier im Schwanzende vollständig fehlt?

---

[1]) Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. pag. 45.

Somit können wir im Grossen und Ganzen constatiren, dass eine Gewebeform nur im Stande ist, bei der Regeneration wiederum dasselbe Gewebe zu erzeugen, oder, wenn wir die verschiedenartigen Gewebe der Bindesubstanzen mit in Betracht ziehen, Gewebe zu erzeugen, welche ursprünglich aus demselben Keimblatt ihren Ursprung genommen haben. Freilich werden wir bei den höheren Thieren nicht so typische Resultate erlangen können, wie dies bei den Regenerationserscheinungen niederer Thiere der Fall ist; aber doch muss ich vor Allem eine Thatsache hervorheben, die unbedingt zu Gunsten der Lehre von der Homologie der Keimblätter spricht, und das ist die Regeneration der Muskeln.

Wir haben gesehen, dass die quergestreifte Muskelfaser sich nur direct aus den alten quergestreiften Muskeln neubilden kann. Nach den neuesten Arbeiten über die Genese der Muskelfasern sind diese jetzt scharf von dem Bindegewebe zu trennen; denn sie nehmen nach den Ausführungen von *O.* und *R. Hertwig*[1]) ihren Ursprung aus dem Epithel der Leibeshöhle; es sind also Gebilde epithelialer Abkunft und nach ihrer Genese etwas vom Bindegewebe durchaus verschiedenes.

Jedenfalls muss ich mich nach den angeführten Thatsachen gegen die Theorie wenden, dass aus jedem der drei Keimblätter sämmtliche Grundgewebe des thierischen Körpers hervorgehen können; es scheint mir vielmehr, dass diese Untersuchungen über die Regeneration nicht geeignet sind, gegen die Homologie der Keimblätter zu sprechen.

Durch diese eben abgeschlossene Darstellung werden wir zu einer andern Frage hinübergeführt, welche bei der Regeneration ebenfalls eine nicht zu unterschätzende Rolle spielt. Es ist dies die Frage nach dem Einfluss, welchen die ontogenetische und phylogenetische Entwickelung des betreffenden Thieres auf die Regenerationsverhältnisse desselben geltend zu machen im Stande sind. Einer Recapitulation der ontogenetischen Processe begegnen wir naturgemäss am häufigsten; so regeneriren sich die Epidermis, die Extremitäten, die Gefässe, die peripheren Nerven der Amphibien nach demselben Typus, nach dem die embryonale Bildung derselben Organe vor sich gegangen ist. So sehen wir auch, dass die Muskulatur sowohl bei den Amphibien, wie bei den Reptilien sich streng segmentweise anordnet, was namentlich bei dem ungegliederten Wirbelrohr der Reptilien sehr auffallend ist und nur als eine Wiederholung ontogenetischer Vorgänge gedeutet werden kann.

Der Einfluss der Phylogenie wird sich bei der Regeneration der höheren Thiere nicht in dem Masse geltend machen, wie dies bei niederen vielleicht noch der Fall sein kann. Dass aber ein gewisser Einfluss der Phylogenie auf die Regenerationsprocesse nachzuweisen ist, hat *Fritz Müller*[2]) durch seine schönen Beobachtungen an einigen Krebsen dargethan. Bei einer Garneele (Atyoida Potimirim) hat die regenerirte Scheere eine deutliche Hand, welche der normalen fast vollständig fehlt, da diese fast nur aus den normalen Fingern besteht. So zeigt sich die neugebildete Scheere ähnlich derjenigen der verwandten Gattung Caridina, doch noch ursprünglicher dadurch, dass die Finger nicht löffelartig ausgehöhlt und am Ende mit nur sehr wenigen ganz kurzen Dornen besetzt sind. Noch schlagender ist ein zweiter Fall: Das von den übrigen abweichend gebaute fünfte Fusspaar, welches durch den Mangel einiger beweglicher Borsten und durch eine am letzten Gliede ausgebildete Bürste ausgezeichnet ist, wird bei der Regeneration zuerst nach dem

---

[1]) Die Coelomtheorie. Jena 1881.

[2]) *Haeckel*'s biogenetisches Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder. Kosmos Bd. III. pag. 388 ff.

Typus der vorhergehenden Beinpaare angelegt, und erhält seine typische Gestalt erst nach der letzten Häutung. Hieraus schliesst *Müller*, dass wahrscheinlich bei den Vorfahren der Atyoida die 3 letzten Beinpaare des Mittelleibes gleich gebildet waren, dass erst später das fünfte Fusspaar einen oder zwei der Schenkeldornen verlor und an seinem Endgliede einen Kamm zum Reinigen namentlich der Hinterleibsfusspaare erhielt.

Ob die von *J. Lubbock* [1]) gemachte Beobachtung, dass die Zahl der Fühlerglieder von Thysanuia nach starker Verletzung sich nicht vollständig regenerirt, dass aber das Endglied grösser, als das normale wird, ebenfalls hierher gehört, wage ich nicht zu entscheiden. Weitere Beobachtungen in dieser Richtung liegen meines Wissens nicht vor.

Im Verlaufe des Regenerationsprocesses der Wirbelsäule sehen wir vor allem bei jüngeren Urodelen und deren Larven Vorgänge auftreten, durch welche auf phylogenetische Verhältnisse hingewiesen wird; die Segmentation wird nämlich wie bei den Petromyzonten zuerst angedeutet durch die Bildung von oberen Bögen, und erst secundär differencirt sich der Knorpelstab zu Wirbelkörpern. Bei der Regeneration des Rückenmarkes werden wir sehen, dass gerade so auf ähnliche Verhältnisse bei den Petromyzonten hingedeutet wird, so dass es wahrscheinlich wird, dass hier wirklich phylogenetische Entwickelungsvorgänge recapitulirt werden. Allerdings treten diese Bögen, wie das ja auch zu vermuthen ist, zuerst als ein bindegewebsartiges Gebilde auf, aus dem sich erst nach und nach durch Bildung von Grundsubstanz Knorpel differencirt. Die unteren Bögen treten etwas später auf, als die oberen; sind jedoch zu der Zeit, wenn die oberen sich bereits knorpelig ausgebildet haben, auch schon als bindegewebige Anlage zu erkennen, in der die einzelnen Zellen dicht gedrängt neben einander stehen, wie das beim embryonalen Bindegewebe überall der Fall ist. Niemals habe ich auch bei den jüngsten Larven beobachten können, dass sich Gebilde regeneriren, die sich eventuell mit den Urwirbeln vergleichen liessen; vielmehr sind neue Segmente, die sich anlegen, stets Bildungen eigener Art; mit der beginnenden Segmentirung der Wirbelsäule hängt auch die segmentweise Anordnung der Muskeln zusammen, deren Regeneration vorher besprochen wurde.

Im biologischen Centralblatt vom 15. December 1883, Nr. 20, pag. 625, habe ich darauf hingedeutet, dass vielleicht auch am regenerirten Schwanze der Eidechsen sich noch ein Einfluss der phylogenetischen Entwickelung bemerkbar macht.

Am regenerirten Schwanze der Eidechsen finden wir stets in bestimmten Stadien ein dunkles Pigment auftreten, so dass der Schwanzstummel fast schwarz erscheint. Hauptsächlich ist das der Fall bei südlichen Formen, Lacerta muralis, und den Geckotiden; aber auch bei unserer Lacerta agilis hat der regenerirte Schwanz im jungen Stadium eine ganz andere Farbe, als der normale und hebt sich stets dunkler von diesem ab. Diese dunklere Farbe scheint im ersten Moment sehr leicht dadurch erklärt zu werden, dass das Pigment im regenerirten Schwanze nicht allein in der Cutis, sondern auch zwischen den Epidermiszellen sich vorfindet, und zwar in so bedeutender Menge, dass man durch die jetzt opake Epidermis hindurch die Chromatophoren der Cutis kaum wahrnehmen kann. Es führt also die Epidermis Pigmentzellen, wie dies bei Embryonen von Lacerta und anderen Thieren von *Kerbert* nachgewiesen wurde; und es geht auch die Bildung dieser Pig-

[1]) Transactions of Linnean Society. London. XXVII. 1870. pag. 277 ff.

mentzellen in derselben Weise am regenerirten Schwanze vor sich, wie beim Embryo, indem nämlich farblose Wanderzellen in die Epidermis von der noch embryonalen Cutis aus eindringen, sich in dem lymphatischen Gewebenetz derselben ausbreiten und nun ihren Inhalt der Pigmentmetamorphose unterwerfen.

Dieses Pigment in der Epidermis, welches ich vom regenerirten Schwanze einer Lacerta muralis von Mahon auf den Balearen auf Taf. III, Fig. 15 abgebildet habe, wandert nun später aus der Epidermis aus, sowohl beim Embryo, wie auch beim regenerirten Schwanze unserer einheimischen Lacerten und der Lacerta muralis; ebenso auch bei den Ascalaboten. Der regenerirte Schwanz der Faraglione-Eidechse hingegen, und besonders der Lacerta Lilfordi, welche ich in vielen Exemplaren untersuchen konnte, behält zeitlebens in seiner Epidermis eine bedeutende Pigmentanhäufung, und hebt sich so schon durch seine dunklere Färbung ganz deutlich von dem übrigen Körper ab. Die Untersuchung der normalen Haut der Lacerta Lilfordi und Faraglionensis, welche hierdurch veranlasst wurde, förderte denn auch Resultate zu Tage, welche mit den oben besprochenen Thatsachen insofern in Einklang stehen, als auch in der normalen Epidermis dieser Thiere sich eine so bedeutende Menge von Pigment nachweisen liess, dass hierdurch allein schon die dunkle Farbe der Thiere erklärt werden konnte. Durch diesen Befund wurde ich weiter zu dem Schlusse geführt, dass die vorübergehende Anhäufung von Pigment in der Epidermis des Embryo wie des regenerirten Schwanzes ursprünglich bei diesen Thieren etwas normales gewesen ist: dass also sämmtliche Eidechsen, die hier in Frage kommen, ursprünglich eine schwärzliche Farbe besessen haben, und dass erst nachträglich durch eine allmähliche Rückwanderung der schwarzen Chromatophoren aus der Epidermis in die Cutis die Anpassung der Farbe dieser Thiere an die verschiedenen Localitäten bewirkt wurde.

Leydig hat zur Erklärung der schwarzen Gesammtfärbung von Thieren die Feuchtigkeit herbeigezogen. Er fand Exemplare von Lacerta vivipara, die fast ganz schwarz gefärbt waren, so dass er sie deshalb als Varietas nigra beschrieb und zwar stammten diese sämmtlich von sehr durchfeuchteten Plätzen her. *Eimer*[1]) hat vor Allen nachgewiesen, dass die dunkle Färbung auf isolirten Felsen stets mit Pflanzenarmuth Hand in Hand geht, und dass sie fehlt, wenn diese nicht vorhanden, selbst an Oertlichkeiten, wo die Feuchtigkeitsverhältnisse dieselben sein müssen, wie dort, wo die dunkle Färbung vorkommt. Auch *Eimer* hält die Feuchtigkeit für ein die dunkle Färbung begünstigendes Moment, und macht zuerst darauf aufmerksam, dass es Vererbung (Phylogenese) sein wird, welche bei dieser Dunkelfärbung der Eidechsen mitwirkt. Um so auffallender muss es jeden Leser der *Eimer*'schen Arbeiten berühren, wenn derselbe, trotz dieser doch wohl vollständig genügenden Erklärung für die dunkle Farbe der auf isolirten Felsen vorkommenden Eidechsenarten, nun noch die Anpassung in Betracht zieht; jedem Fachgenossen wird es ja bekannt sein, dass gerade *Eimer* die dunkle Färbung der Faraglioneeidechse als Anpassung an den dunklen Untergrund des Felsens oder die dunklen Spalten in demselben zu erklären versucht hat.

Gegen diese *Eimer*'sche Hypothese muss ich mich nun vor allem aus den angegebenen morphologischen Gründen wenden. Ich halte dafür, dass die Eidechsen überall dort, wo sie sich

[1]) Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechsen etc. *Troschel*'s Archiv f. Naturgesch. Jahrg. XXXXVII. Bd. I, p. 252

völlig ungestört und von Feinden vollkommen unbelästigt vermehren können, namentlich wenn hierzu noch günstige andere Bedingungen hinzukommen, — und hierzu können wir ja die Feuchtigkeit mitrechnen, — nun nicht mehr durch die Selection gezwungen werden, ihre Farbe dem Untergrunde in so genauer Weise anzupassen, wie dies an denjenigen Stellen der Fall sein muss an denen sie den fortwährenden Verfolgungen ihrer Feinde ausgesetzt sind. Sehen wir uns einmal nach den Hauptfeinden der Eidechsen um, so gehören dazu vor allen die Schlangen, ferner einzelne Vögel (in unseren Breitegraden der Storch z. B.); als hauptsächlichster dürfte jedoch, wie dies schon mehrfach angedeutet wurde, wohl der Mensch zu betrachten sein.

Den Faraglionefelsen betritt selten ein menschlicher Fuss; nur dieser schwarzen Eidechsen wegen wird er von einem kühnen Fischer gegen hohe Belohnung ab und zu bestiegen; auf der Isla del Eyre wird die Lacerta Lilfordi ebenfalls vom Menschen nicht verfolgt, sondern sogar, wie dies *Braun* in seiner Monographie weitläufig erörtert hat, und wie ich es aus eigener Anschauung bestätigen kann, mit Speiseresten und namentlich Früchten von den 2—3 Bewohnern gefüttert. Schlangen fehlen an den beiden angegebenen Orten vollkommen; von niederen Thieren leben dort nur einige wenige Formen von Insekten und Würmern, und auch die den Eidechsen sonst so energisch nachstellenden Vögel fehlen hier den grössten Theil des Jahres über ganz. Nur als Zugvögel berühren sie ab und zu diese isolirten Felsen, auf denen nur einige Möven und der Nachtreiher, Ardea nycticorax nisten; sie beide nähren sich ausschliesslich von Fischen und verschmähen in der Gefangenschaft selbst nach längerem Hungern vorgeworfene Eidechsen vollkommen. Aus den angeführten Thatsachen geht hervor, dass unsere Eidechsen auf ihren Felsen fast unbehelligt leben; und wie es auf den eben besprochenen Orten ist, so wird es wahrscheinlich auch auf den anderen Felsen sein, wo schwarze Eidechsen angetroffen werden.

Ich glaube also zu dem Schluss berechtigt zu sein, dass die schwarze Farbe der Faraglioneeidechse und der Lacerta Lilfordi erklärt werden kann allein als ein Rückschlag und nicht etwa als eine Anpassung an die Umgebung. Hierfür scheinen mir auch die Uebergangsformen zu sprechen, welche von *Eimer* genau beschrieben sind, und wie ich sie auch in ähnlicher Weise auf der Isla del Rey bei Mahon und auf den Sireneninseln, sowie auf dem Monacone bei Capri gefunden habe.

Dass dieser Rückschlag hier nun vielleicht andere, physiologische Gründe haben kann, will ich in Folgendem noch kurz erörtern. Die Eidechsen sind, wie fast alle Reptilien, Heliophilen. Bekanntlich werden nun durch die schwarze Farbe die meisten Wärmestrahlen resorbirt, und daraus erklärt sich die überraschende Uebereinstimmung zwischen den Sumpfthieren und den Alpenthieren, die beide eine grössere Quantität von Wärme zu resorbiren gezwungen sind, als ihre Gattungsverwandten. Wir besitzen, nach *Leydig*, schwarze Varietäten der verschiedensten Thiergruppen, welche an feuchten Orten leben, wir besitzen auch eine grosse Zahl von alpinen Thieren, namentlich Insekten, die sich durch Melanismus auszeichnen. Ich glaube, auch dieser physiologische Grund darf bei der in Rede stehenden Betrachtung nicht unterschätzt werden; ich muss jedoch wiederholt darauf hinweisen, dass unsere jetzt lebenden Eidechsen zu dieser Anpassung der schwarzen Farbe oder vielmehr zu dem Rückschlag, der sich bei bestimmten Formen zeigt, besonders disponirt sind, da vermuthlich ihre Vorfahren sämmtlich eine schwärzliche Färbung besessen haben. Dass hier wirklich ein Rückschlag bei den schwarzen Eidechsen, wie bei der Regeneration des Schwanzes eintritt, scheint mir der Umstand zu beweisen, dass der Feuchtigkeit doch nur eine

bedingte Wirkung zugeschrieben werden kann. Es müssten sonst ja die im Wasser lebenden Urodelen eine schwarze Färbung besitzen, und das ist durchaus nicht der Fall. Im Gegentheil sind die regenerirten Schwänze dieser Thiere, wie schon *Bonnet* gesehen hat, fast vollkommen durchsichtig und pigmentlos, während doch die normale Haut ziemlich viel Pigment besitzt.

Aus den angeführten Thatsachen nun, dass sich das Pigment nicht nur innerhalb der Epidermis der Embryonen, sondern auch in den jungen Stadien des regenerirten Schwanzes vorfindet, und dass es sich in der gesammten Epidermis der sogenannten schwarzen Eidechsen nachweisen lässt, habe ich nun den Schluss gezogen, dass bei der Regeneration auch die phylogenetische Entwickelungsreihe einen bestimmenden Einfluss auf gewisse Structurverhältnisse des Körpers mit ausübt.

Einen bedeutend stärkeren Einfluss auf die Neubildung der Organe und Gewebe, als den bis jetzt angegebenen Verhältnissen, müssen wir nun der functionellen Anpassung zuschreiben. Gleich bei der ersten Wundheilung tritt uns eine solche entgegen, indem nämlich bei den auf dem Lande lebenden Thieren, sowohl bei den Reptilien als den höheren Wirbelthieren, nach der Verletzung eine Schorfbildung entsteht, die bei den im Wasser lebenden Thieren nicht vorkommt.

Ferner sehen wir bei der Regeneration häufig eine Recapitulation von Bildungsweisen auftreten, die nicht embryonal sind, aber doch bereits im normalen, wachsenden Schwanzende der Urodelen vorkommen. Hier ist vor allem des Knorpelstabes zu gedenken, aus dem sich im normalen, wachsenden Schwanzende eine grosse Zahl von Wirbeln hervorbildet; aus einem ähnlichen Knorpelstabe gehen bei der Regeneration die sämmtlichen Wirbel der Urodelen hervor. Ebenfalls hierher gehört die Regeneration der Spinalganglien, die nach dem Typus der normalen Bildung im wachsenden Schwanzende der Amphibien neugebildet werden.

Während aber diese angeführten Beispiele doch noch als Recapitulation einer gewissen normalen Bildungsweise aufzufassen sind, können andere, wie das bereits weitläufig ausgeführt worden ist, durchaus nicht mit der normalen Bildung verglichen werden. Es fehlt diesen Bildungen jede Analogie mit der normalen Entwickelung und deshalb kann man sie allein mit Zuhilfenahme der functionellen Anpassung erklären. Hierher gehört das Wirbelrohr der Reptilien, welches als ein vollkommen eigenartiges Gebilde betrachtet werden muss; hierher gehört die eigenthümliche Anordnung der Blutgefässlacunen in den ersten Regenerationsstadien des Reptilienschwanzes; vor allen Dingen aber die eigenthümliche Innervation, welche sich in dem neugebildeten Schwanze der Eidechsen vorfindet. Schon vor *Roux* haben verschiedene Forscher gerade in Bezug auf die Regenerationsfrage ähnliche Ansichten ausgesprochen, wie sie von *Roux* neuerdings mit besonderen Namen bezeichnet und durch eine Reihe von Thatsachengestützt wurden. So sagt z. B. *Thiersch* in seinem Aufsatze: Ueber die feineren anatomischen Veränderungen nach Verwundung der Weichtheile [1]): „Vom Augenblicke der Verwundung an vollzieht sich vor unseren Augen eine Reihe merkwürdiger Vorgänge, die mit dem Anschein der Zweckmässigkeit einem vorgesteckten Ziele gleichsam zustreben.“ Wir müssen heute das Hauptgewicht auf das Wort Anschein legen, denn „die Zweckmässigkeit ist keine gewollte, sondern eine gewordene, keine teleologische, sondern eine naturhistorische, auf mechanischem Wege entstandene; denn nicht das einem vorgefassten Zwecke entsprechende, sondern das, was die nothwendigen Eigen-

[1]) Handbuch der allgemeinen und speciellen Chirurgie, von *Pitha* und *Billroth*. Erlangen 1867. pag. 531.

schaften zum Bestehen unter den gegebenen Verhältnissen hatte, blieb übrig;“ so sagt *Roux* in seinem Buche.

Die Intention zum Wachsthum des Eidechsenschwanzes geht bereits mehr vom Bindegewebe aus, als bei den Amphibien; wenigstens sehen wir, dass in den jüngsten Stadien das regenerirte Epithel, welches allerdings den Conus vollständig überdeckt, durch das Bindegewebe nach vorn gedrängt; auf der Spitze des Kegels ist dasselbe am dünnsten, und es scheint, als besitze hier die Epidermis nicht mehr dieselbe Proliferationsfähigkeit, wie bei den Amphibien; es kommt hier wenigstens niemals zu solchen hypertrophischen Bildungen, wie sie als Kugelbildungen und Lacunen in der Haut der Amphibien beschrieben worden sind. Das Bindegewebe selbst bildet zuerst eine Art von Narbengewebe, in welchem sich die oben beschriebenen Lacunen der Blutgefässe in ausgiebiger Weise vorfinden. Dann tritt beim Grösserwerden des regenerirten Kegels als Stütze das axiale Wirbelrohr auf, und nach und nach entsteht dann Cutis, Muskulatur und peripherisches Nervensystem. Hier ist bei der Regeneration schon ein Ueberwiegen der Bindesubstanzen zu constatiren, und dieses ist es, welches nach den Beobachtungen der älteren Forscher und nach *Roux* hauptsächlich proliferationsfähig ist, und das schliesslich bei den höheren Thieren ausser dem Epithel und der Muskulatur allein noch regenerationsfähig bleibt. So sagt *Thiersch* in seinem citirten Aufsatze pag. 534: „Freilich fällt diese Regeneration um so unvollständiger aus, je höher der Organismus ist, und als histologischen Ausdruck dieser Insufficienz müssen wir die Narbe betrachten.“ Diese Narbe besteht bei den höheren Thieren nur aus Bindegewebszellen, deren Herkunft allerdings noch zweifelhaft ist: man fasst sie einmal auf als Producte der älteren, embryonal gewordenen Bindegewebszellen; andere jedoch lassen sie aus eingewanderten weissen Blutkörperchen entstehen.

Beim Durchlesen der *Roux*'schen Arbeit muss ein Punkt besonders auffallen: *Roux* hält nämlich die *Darwin*'sche Theorie nicht für ausreichend zur Erklärung der Erscheinungen, welche durch die functionelle Anpassung bedingt werden. Er kommt zu dem Schluss, dass die Aenderung der Lebensbedingungen in allen betroffenen Organen zugleich zweckmässige Aenderungen hervorzubringen vermag, und gerade diese Gleichzeitigkeit der Wirkung in Millionen Theilen stellt er als charakteristisch der Wirkung der Zuchtwahl gegenüber, welche immer nur ganz wenig Zweckmässiges allein gleichzeitig ausbilden kann. Es ist aber nun nicht einzusehen, warum bei der Zuchtwahl nicht auch viele günstige Anpassungen gleichzeitig von dem betreffenden Thiere acquirirt werden könnten; vor Allem muss aber hier auch auf die Gesetze der correlativen Entwickelung mit Rücksicht genommen werden. Auch bei der Regeneration sind diese Gesetze der correlativen Entwickelung in gleichem Masse in Betracht zu ziehen, wie die der functionellen Anpassung, und wir werden vor allen Dingen eine vortreffliche Stütze für diese Behauptung in der Regeneration der Extremitäten finden. Wie sich die Papillen auf der Zunge einzelner Vögel in ihrer ursprünglichen Anlage als Embryonalfederanlagen zeigen, die später erst in eigenthümlicher Weise mit einander verschmelzen, wie diese Bildungen nur als eine Stütze für den *Darwin*'schen Satz gelten können, dass gleiche Organe unter gleichen Bedingungen auch gleiche Producte hervorbringen, wie also diese eigenthümliche Papillenbildung nur durch das Gesetz der Correlation entstanden gedacht werden kann, so müssen wir auch bei der Regeneration der Extremitäten in Betracht ziehen, dass entsprechend diesen Gesetzen eine Neubildung von Extremitäten eigentlich nur in der Weise vor sich gehen kann, dass die neugebildeten Glieder sich nach dem Typus entwickeln, nach welchem ihre correlaten Organe gebildet worden sind.

Hierdurch wird vor allen Dingen erklärt, wesshalb auch bei der Regeneration die vordere Extremität 4, die hintere 5 Phalangen besitzt, ein Verhältniss, welches durch eine reine Recapitulation ontogenetischer Vorgänge noch nicht zu erklären wäre.

Was die Regenerationsfähigkeit der verschiedenen, hier in Frage kommenden Thiergruppen anbelangt, so habe ich bereits, sowohl im allgemeinen Theil, wie bei der Beschreibung der einzelnen Gewebe darauf hingewiesen, dass nicht sämmtliche Amphibien und Reptilien die gleiche Fähigkeit, verloren gegangene Glieder wieder zu erzeugen, besitzen. Bei den Anuren zeigen überhaupt nur die Larven ein einigermassen ausgebildetes Reproductionsvermögen, da sie wenigstens im Stande sind, Theile des verloren gegangenen Schwanzes wieder zu erzeugen; ganz hingegen fehlt ihnen die Fähigkeit, abgeschnittene Gliedmassen neu zu bilden. Von den Urodelen zeichnen sich besonders die Ichthyoden durch eine fabelhafte Reproductionskraft aus, und nicht nur die Larven, sondern auch die ausgebildeten Thiere sind im Stande, fast sämmtliche verloren gegangene Theile des Körpers zu regeneriren.

Um so wunderbarer muss es uns erscheinen, wenn einzelnen Species aus dieser Klasse jene Fähigkeit nicht in dem Masse zukommt, wie den anderen. Hier ist vor Allem Proteus anguineus zu nennen, der im Vergleich zu seinen nächsten Artverwandten ein ausserordentlich geringes Reproductionsvermögen besitzt. Schon bei der Betrachtung des normalen Schwanzes muss es auffallen, dass diesem der Knorpelstab, aus welchem die letzten Wirbel hervorgehen, fast vollkommen fehlt; die Wirbelsäule ist bis zum letzten Ende verknöchert, und die Chordareste treten bis sehr weit nach hinten auf. Betrachten wir die Lebensweise dieses Thieres, so sehen wir, dass der Proteus in den Höhlen Krains, in denen er bekanntlich vorkommt, fast gar keine Verfolger und Feinde besitzt; auch unter sich leben die Thiere, wie man sich leicht an den in der Gefangenschaft gehaltenen Exemplaren überzeugen kann, ausserordentlich friedlich. Niemals kann man beobachten, dass sie sich untereinander die Kiemen abfressen, wie das zusammenlebende Tritonen- oder Salamanderlarven und auch Axolotls mit Vorliebe thun.

Diese beiden Thatsachen, die geringe Entwickelung des bei den übrigen Urodelen so stark ausgeprägten knorpeligen Endes der Wirbelsäule und die Anpassung an das Höhlenleben, in Folge dessen eine Verfolgung durch Feinde fast gänzlich ausgeschlossen wird, mögen beide darauf hingewirkt haben, dass die Reproductionsfähigkeit auf einen geringeren Grad herabsank.

Auch von Triton marmoratus wird von *Schreiber* etwas ähnliches behauptet; derselbe sagt in seinem Aufsatze über Pleurodeles [1]: „Nach meiner Erfahrung zeigt Triton marmoratus durchaus kein Reproductionsvermögen, indem er selbst kleine Verletzungen des Kammes und dergleichen wenigstens in der Gefangenschaft nie wieder ersetzt, und bei grösseren Verletzungen regelmässig eingeht.“ An meinen längere Zeit in Gefangenschaft gehaltenen Exemplaren von Triton marmoratus konnte ich ähnliches constatiren; niemals wuchs eine abgeschnittene Extremität zur normalen Grösse wieder nach, es bildete sich nur ein etwas deformirter Kegel an dem Amputationsstumpf; auch der Schwanz wurde nur in sehr geringem Masse reproducirt und behielt lange Zeit ein eigenthümliches, durchsichtiges Aussehen.

Bei den Reptilien tritt uns diese Thatsache, dass einzelnen Gruppen die Regenerationsfähigkeit in viel geringerem Masse zukommt, in noch viel höherem Grade entgegen, als bei den

[1] Der zoologische Garten, Nov. 1878. pag. 325, in einer Anmerkung.

Amphibien. Wir haben gesehen, dass die Chelonier, die Crocodilier und die Ophidier durchaus nicht im Stande sind, verloren gegangene Theile auch nur einigermassen zu regeneriren, dass dagegen diese Fähigkeit den Lacertiden und Ascalaboten in hohem Masse zukommt, aber auch hier nur in Bezug auf den Schwanz. Schon *Spallanzani* stellte den sehr weisen Satz auf, dass die Natur nicht alles reproducirt, was man abschneidet, und *Bonnet* und *Blumenbach* suchten in dieser Beziehung die Erfahrungen des berühmten Naturforschers zu ergänzen.

Versuchen wir die neueren Beobachtungen über die Regeneration mit denen der älteren Forscher in Einklang zu bringen, so wird vor allen Dingen ein Grundsatz in Betracht zu ziehen sein, welcher aus den älteren Arbeiten in dem von mir pag. 38 formulirten Satze ausgedrückt ist, dass die Regeneration abhängig sei von äusseren Umständen, besonders aber den Einflüssen der Jahreszeit und der Witterung, wie von dem Medium, in dem sie sich vollzieht. Dies hat mich zu einigen Versuchen veranlasst, die Regeneration von Urodelenlarven in gewärmtem Wasser zu controlliren.

Ich sah bei gleicher Ernährung sämmtlicher bei denjenigen ein stärkeres Wachsthum der neugebildeten Theile eintreten, welche sich im Wasser von ca. 15—18 ° C. befanden; steigerte ich jedoch die Temperatur auf 20 ° C., so sank die Reproductionsfähigkeit nicht nur, sondern es gingen die Thiere trotz der aufmerksamsten Pflege und Durchlüftung des Wassers meist bald zu Grunde.

Im Uebrigen ergaben diese Versuche, wie noch einige andere, die jedoch noch nicht als abgeschlossen zu betrachten sind, stets das Resultat, dass sowohl die Amphibien, wie die Reptilien am günstigsten und vollständigsten dann regeneriren, wenn man die Verhältnisse, unter denen sie gehalten werden, so viel als möglich denen anpasst, denen sie in der Freiheit ausgesetzt sind.

Ueber die Regenerationsdauer füge ich zur Orientirung am Schluss einige Tabellen an, die von *Siredon* entnommen sind. Jedes der Versuchsthiere wurde in verschiedenen Zeitintervallen 4—6 mal amputirt, und das Aussehen des nachgewachsenen Theiles an dem nebenverzeichneten Datum notirt.

Aus den bis jetzt zusammengefassten allgemeineren Resultaten lassen sich nun für die Gewebsneubildung bei den Amphibien und Reptilien einige Gesetze formuliren, denen eine weitgehende Bedeutung zukommt. Für die Gewebe sind dies vor Allem die folgenden:

1. Sowohl bei Amphibien wie bei Reptilien sind verletzte Gewebe nur im Stande, wiederum gleichartige Gewebe zu erzeugen. Die Leukocyten übernehmen bei der Gewebsbildung nur die Function der Ernährung; ausserdem nehmen sie zerfallende Gewebsproducte auf und assimiliren dieselben, um sie an anderen Orten wieder zu deponiren. Niemals werden sie selbst zu fixen Gewebszellen, weder in der Bindesubstanz noch sonst wo.

2. Sämmtliche der in Frage kommenden Gewebe der Amphibien und Reptilien sind im Stande, sich zu regeneriren; entweder direct aus ihren Elementen, oder aus einer Matrix, so lange diese Matrix unverletzt ist. Als Matrix für die Epidermis ist das Rete Malpighii, für das centrale Nervensystem das Epithel des Centralcanales, für die Muskulatur die Muskelkörperchen zu betrachten.

3. Zuerst regeneriren sich Epithel und Bindegewebe: beides scharf getrennt, ursprünglich aus gleichartigen Zellen bestehend, die sich später differenciren.

Noch einige allgemeinere neue Gesetze lassen sich hieraus ableiten, und etwa in folgender Weise:

A. Die Regeneration ist weder eine reine Recapitulation ontogenetischer oder phylogenetischer Entwickelungsvorgänge, noch ist sie allein erklärbar durch die Verhältnisse der functionellen Anpassung; sie muss vielmehr als eine Vererbungserscheinung aufgefasst werden, bei welcher besondere, oft sehr complicirte Anpassungen der Gewebe mitwirken[5] ebenso wie die Gesetze der correlativen Entwickelung.

B. Weder durch den Reiz der Verwundung, noch durch die gesteigerte Zufuhr von Nahrungsmaterial (Thiersch), noch durch die Wegnahme des Wachsthumswiderstandes (Boll) allein sind wir im Stande, die Regenerationserscheinungen zu erklären; es sind hierfür die unter A angeführten Principien unbedingt die massgebenderen.

Versuchsthier No. 1.

	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses		Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses
Erste Amputation am 13. I.	Schwanz in der Länge von ca. 5 mm und die sämmtlichen Kiemen der rechten Seite.	Am 1. II.	Schw. ca. 2 mm nachgewachsen, noch ohne Pigment; die unteren Kiemenbüschel gut nachgewachsen, die obersten Theile sind nach oben gebogen u. pigmentlos ca. 2 mm weit regenerirt, aber ohne Kiemenbüschel.	Zweite Amputation am 20. II.	Schwanz in der Länge von ca. 1 cm amputirt. NB. Schnittwunde etwas schräg geworden.	Am 23. III.	Der Schwanz ist ca. 1 cm nachgewachsen, etwas schräg nach unten zu. Kiemenbüschel wieder völlig normal, nur um wenig kürzer, als die der linken Seite.
		20. II	Schwanz 8 mm nachgewachsen, schon viel graues Pigment, an der Spitze gar kein, sonst sehr wenig gelbes Pigment. Form fast normal, nur wenig zugespitzt. Kiemen alle 3 ziemlich bedeutend nachgewachsen; der reg. Theil ca. 3 mm lang, die seitlichen Büschel fangen an hervorzusprossen. Allgemeine Länge ca. 30 mm. Aussehen wohlgenährt, keine Pilze.				
Dritte Amputation am 23. III.	Rechter Hinterfuss etwa in der Mitte der Tibia u. Fibula, doch mehr nach dem Kniegelenk zu.	5 IV.	Die Wunde hat sich völlig verschlossen und zeigt ein weissliches Narbengewebe.	Vierte Amputation am 5. IV.	Rechter Bulbus.	22. IV.	Vom Bulbus noch keine Spur. Rechtes Hinterbein spitz, sonst normal.
Fünfte Amputation am 22. IV.	Schwanz ca. 1 cm; rechter Hinterfuss; linker Vorderfuss.	26. IV.	Alles in gutem Wachsthum, bei der Extremität 1 ragen Ulna und Radius hervor.				

Versuchsthier No. 2.

Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses	Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses
Erste Amputation am 13. I.	Schwanz ca. 1 cm lang.	1. II.	Schwanz ca. 1,5 mm lang, noch ohne Pigment.	Zweite Amputation am 1. II.	Rechter Vorderfuss durch den Humerus abgeschnitten.	20. II.	Der regenerirte Schwanz vom 13. I. ziemlich gut nachgewachsen, ziemlich viel schwarzes und gelbes Pigment. Länge des Nachwuchses 9 mm; Fuss am 1. II. stummelförmig nachgew., Kuppe ohne Pigment, Unters. m. röthl. Narbe
Dritte Amputation am 20. II.	Wiederholt der rechte Vorderfuss amputirt.	23. III.	Schwanz nur noch durch seine etwas spitzere Form und den Mangel so scharf umschriebener Pigmentflecke als regenerirt erkennbar. Vorderfuss 3 mm lang regener. Farbe weisslich; bei den Anstreng. die das Thier macht, um sich aus der Hand zu befreien, werden die Blutgefässe injicirt, sodass der regenerirte Theil stark geröthet erscheint. Allgemeine Länge 85 mm, Aussehen wohlgenährt.	Vierte Amputation am 23. III.	Sämmtliche Kiemen der rechten Seite am Grunde.	5. IV.	Es bilden sich kl. weissliche Höcker auf den Kiemenstumpfen. Rechter Vorderfuss 5 mm lang nachgewachs., röthlich.
Fünfte Amputation am 5 IV.	Schwanz ca. 2 cm mit allem Regenerirten abgeschnitten, oben bleibt eine kleine Spitze normal hervorragen.	22. IV.	Kiemen weissliche Stumpfe. Rechtes Vorderbein Fingertheilung, röthlich.	Sechste Amputation am 22. IV.	Schwanz ca. 5 mm. Rechtes Vorderbein.	26. IV.	Extrem. 2 stumpf. Kiemen stummelförmig.

Versuchsthier No. 3.

Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses	Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses
Erste Amputation am 13. I.	Schwanz ca. 1 cm lang.	1. II.	Schwanz ca. 1,5 mm nachgewachs., noch ohne Pigment, od. nur vereinzelte Zellen	Zweite Amputation am 1. II.	Linkes Hinterbein völlig amputirt in der Mitte des femur.	20. II.	Schwanz ca. 7—9 mm nachgew. mit diffusem gelb. u. schw. Pigment. Form normal, nur oben etwas abgedacht. Fuss zeigt eine kl. ca. 1 mm lange Spitze ohne alles Pigment.
Dritte Amp. am 20. II.	Linker Hinterfuss wiederh. amputirt dazu der rechte ob. Kiemenbüschel.	23. III.	Fuss nicht bedeut. nachgew., ca. 2 mm. Kiemenb. halb so lang wie d. norm., ab. m. Büsch. bes.	Vierte Amp. am 23. III.	Rechter Bulbus exstirpirt.	5. IV.	† am 1. April, da das Thier aus dem Gefäss herausgesprungen war.

Versuchsthier No. 4.

Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses	Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses
Erste Amputation am 13. I.	Rechtes Hinterbein.	1. II.	Kleine Kuppe mit rother Narbe.	Zweite Amputation am 1. II.	Schwanzende ca. 5 mm weit.	20. II.	Das rechte Hinterbein v. 13. I. ca. 2—2,5 mm nachgewachs. Theilung d. Finger im Beginne; sehr wenig schwarzes Pigment; Schwanz ca. 1 mm nachgewachsen.
Dritte Amputation am 20. II.	Schwanz ca. 3 mm weit amputirt, dazu linker Vorderfuss. NB. Die Kiemen der rechten Seite sind etwas verstümmelt.	23. III.	Rechtes Hinterbein deutlich 5 Finger tragend, die nur noch etw. kürz. sind wie die normalen. Linker Vorderfuss kleine Spitze etwas nach vorn gebogen. Schw. ca 3—4 mm weit reg. dunkler pigmentirt.	Vierte Amputation am 23. III.	Schwanz ca. 12 mm weit.	5. IV.	Rechtes Hinterbein fast normal. Linker Vorderfuss deutliche Fingerbildung.
Fünfte Amputation am 5. IV.	Rechter Bulbus.	22. IV.	Rechtes Hinterbein völlig normal, link. Vorderfuss beinahe normal, noch etwas röthlich. Schwanz wenig reg. 3 mm weit. Bulbus noch gar nicht.	Sechste Amputation am 22. IV.	Schwanz ca. 5 mm linke Kiemen.	26. IV.	Alles gut im Wachsthum, nur vom Bulbus noch keine Spur.

Versuchsthier No. 5.

Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses	Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses
Erste Amputation am 13. I.	Beide Vorderfüsse.	20. II	Füsse gut nachgewachsen, wenig Pigment, Theilung noch nicht zu erkennen.	Zweite Amputation am 20. II.	Linkes Vorderbein und Schwanz 1 cm	23. III.	Rechtes Vorderbein vom 13. I. gut regenerirt, vier deutliche Finger, doch noch etwas heller wie die normalen. Linkes Vorderbein weisslich und ziemlich gut ca. 4 mm nachgewachsen. Schwanz 6—8 mm gut nachgewachsen, viel schwarzes, wenig gelbes Pigment.
Dritte Amputation am 23. III.	Schwanz 9 mm abgeschnitten.	5. IV.	Rechter Vorderfuss völlig normal, linker röthlich, beginnende Fingerbildung, Schwanz ca. 1 mm nachgewachsen	Vierte Amputation am 5. IV.	Schwanz ca. 5 mm und rechter Bulbus.	22. IV.	Beine fast normal, link. Vorderfuss etwas röthl. Schwanz wenig, Bulbus gar nicht.
Fünfte Amputation am 22. IV.	Schwanz ca. 5 mm rechter oberer Kiemenbüschel.	26. IV.	Linker Vorderfuss Zehentheilung. Bulbus keine Spur.	Sechste Amputation am 26. IV	Extr. 1 Mitte d. hum. und Extr. 4 Mitte des femur.		

Versuchsthier No. 6.

Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses	Datum der Amputation	Amputirte Glieder	Datum des Nachwuchses	Aussehen des Nachwuchses
Erste Amputation am 13. I.	Linkes Hinterbein.	20. II.	Das Hinterbein gut nachgewachsen. Theilung d. Finger noch nicht zu sehen.	Zweite Amputation am 20. II.	Rechter Hinterfuss. Schwanz ca. 1 cm lang. Bulbus dext.	23. III.	Das linke Hinterbein vom 13. I. völlig gut differ. mit 5 Fingern aber kleiner u. weniger Pigment. Das rechte Hinterbein Stummel von ca. 3 mm. Schwanz ca. 4—5 mm nachgewachsen, dunkel pigmentirt. Bulbus überdeckt von der Epidermis, schimmert als schwärzlicher Fleck durch, ohne jed. den goldenen Rand zu haben, wie bei norm.
Dritte Amputation am 23. III.	Schwanz ca. 9 mm lang abgeschnitten.	5. IV.	Bulbus fast rundlich hervorragend. Recht. Hinterfuss Fingertheilung im Anfang. Linker Vorderfuss vom norm. nicht zu unterscheiden.	Vierte Amputation am 5. IV.	Schwanz ca. 5 mm weit abgeschnitten.	22. IV.	Linkes Hinterb. norm. Rechter Hinterf. Zehen ausgebildet fast norm. Bulbus rundlich hervorragend, hat schon gold. Pigment. Schwanz gering nachgewachsen, pigmentlos.
Fünfte Amputation am 22. IV.	Schwanz ca. 5 mm weit. Rechter Vorderfuss.	26. IV.	Bulbus mit gold. Pigment noch etwas kleiner wie normal. Extremitäten 1, 3, 4 normal, 2 gut im Wachsen, rundlicher Wulst.	Sechste Amputation am 26. VI	Schwanz ca. 4 mm. Extremität 3 am femur.		

Tafel-Erklärung.

Taf. I.

Fig. 1. Frontalschnitt durch das drei Tage alte regenerirte Schwanzende einer Froschlarve. *K* kugelförmige Bildung der Epidermis, in welcher nur wenig Protoplasma mit eingestreuten Kernen zu finden ist. *E* Epidermis, *C* Cutis, *B* zelliges Blastem, *Ch W* neue Chordazellen, hervorgegangen aus dem Randwachsthum der Chordaepithelzellen, *Ch* Chorda, *M* Muskulatur, *i Ch S* innere cuticulare, *a Ch S* äussere zellige Chordascheide.

Fig. 2. Querschnitt durch ein altes regenerirtes Wirbelrohr von Platydactylus verus, nahe an der Uebergangsstelle in den normalen Schwanztheil. (Regenerirter Theil des Schwanzes 15 cm lang). *R M* Rückenmark, *Bdg* Bindegewebe, *Bg* Blutgefässe, *K* äussere, verkalkte, K_1 innere, verkalkte Lamelle des Knorpels

Fig. 3. Querschnitt durch den regenerirten Schwanz von Senira bicolor. Altes Stadium, etwa auf der Mitte des regenerirten Theiles. *R M* Rückenmark, *F* Fettgewebe, *M* Muskulatur, *C* Cutis, mit regenerirten Knochenplatten in den Schuppen, *S* Sehnen der Muskeln des voraufgehenden Segmentes, welche in den Muskeln des folgenden Segmentes verlaufen, *V* Ventralseite.

Fig. 4. Regenerirtes Hautsinnesorgan von Pleurodeles Waltlii, altes Stadium. *N Z* Nervenzellen mit Fortsätzen *H*, welche bis über die Hornschicht hervorragen, *R S* Mantelschicht.

Fig. 5. Regenerirte Epidermis von Triton taeniatus (Larve von 15 mm) nach 24 Stunden. Schnitt durch eine verdickte Stelle. *a* äussere, *b* innere Schicht. Die Kerne liegen in einem gleichmässigen gekörnelten Plasma, in welchem Zellgrenzen nicht zu unterscheiden sind. Dagegen befindet sich um jeden Kern eine hellere Zone. Die dunkel gefärbten kugeligen Elemente sind zerfallene Leukocyten. Tinction Methylviolett.

Fig. 6. Querschnitt durch einen älteren regenerirten Schwanz von Hemidactylus frenatus. *R M* Rückenmark, *M* Muskulatur, *E* Epidermis, *C* Cutis (vollständig zellig). *V* Ventralseite.

NB. Die Querschnitte der grossen peripheren Nerven, von denen *S* gezeichnet sind, innerhalb des das Wirbelrohr umgebenden Fettkörpers, sind in der Zeichnung deutlich sichtbar, aber durch keinen Buchstaben bezeichnet worden.

Fig. 7. Querschnitt durch den hinteren Theil eines regenerirten Schwanzes von Pleurodeles Waltlii, fast völlig einem gleichen Schnitt durch das normale Schwanzende gleichend. *R M* Rückenmark, bestehend aus einem einfachen Rohr mit ziemlich weitem Centralcanal, der umgeben ist von ziemlich dunkelgefärbten, länglichen Epithelzellen. Die weisse Substanz hat schon einen bedeutenderen Umfang erreicht. *R K* Wirbelkörper, bestehend aus Hyalinknorpel mit von ihm ausgehenden, oberen und unteren Bögen, welche noch zum grossen Theil aus Spindelknorpel bestehen. *M* Dunkle Elemente des Blastems, aus dem sich die Muskelfasern bilden. *C G* Caudalgefässe, lacunenartig. Die Epidermis ist schon sehr vollständig regenerirt, die Cutis zeigt noch völlig zellige Natur. Tinction Methylviolett.

Fig. 8. Schnitt durch eine junge, regenerirte Epidermis von ca. 6 Stunden von Triton cristatus, adult. *L* lymphartiger Saum, welcher die Querschnittfläche bedeckt, *E* Epidermis, *H* Hornschicht, *C* Cutis mit Pigmentzellen, *Dr* Drüsen, *M* Muskulatur.

Fig. 9. Triton taeniatus, Larve. Einstülpung der Schleimdrüsen, älteres Stadium. *H S* Hornschicht, *D* Drüse, umgeben von eingewanderten Bindegewebszellen *B*, *S S* Schleimschicht der Epidermis, *S D* Hautschleimdrüse (einzellig, *Leydig'sche* Drüse), *C* Cutis.

Fig. 10. Dasselbe, jüngeres Stadium, Perlbildung. Zusammenrücken der mit *a—k* bezeichneten Zellen um einen idealen Mittelpunkt *C*; *Ep* äussere Schicht der Epidermis, noch ohne Hornschicht.

Die bekannten karyokinetischen Figuren sind besonders häufig in der Umgebung solcher sich neu bildenden Drüsen.

Fig. 11. Längsschnitt durch die $1^1/_2$ Tage alte Epidermis von Triton taeniatus.

Die dunkel gefärbten Elemente sind rothe Blutkörperchen und Leukocyten. — Tinction Methylviolett.

Fig. 12. Larve von Triton taeniatus mit regenerirten linken Extremitäten, um die Stellung derselben zum Körper zu demonstriren. Vergr. 2 : 1.

Fig. 13. Larve von Hyla arborea, kurz vor der Metamorphose mit 11 Tage altem, regenerirten Schwanzstück und amputirtem Hinterbein, welches jedoch keinen Nachwuchs zeigt.

Fig. 14. Schwanztheil der Larve von Pelobates fuscus mit 8 Tage altem regenerirten Schwanzstück. Die senkrechte punktirte Linie bezeichnet die Schnittfläche, die andere die Umrisse des normalen Schwanzes.

Taf. II.

Fig. 1. Querschnitt durch das 5 Monate regenerirte Rückenmark von Pleurodeles Waltlii, an der Uebergangsstelle in den normalen Theil. *Cc* Centralcanal, *Ar* Arterie, *V* Venen. Zwischen den normalen Ganglienzellen sieht man am Aussenrande der Epithelzellen bis in die weisse Substanz hinein viele stark gefärbte runde Elemente (Körner). Die weisse Substanz ist sehr ausgebildet, der Centralcanal von normaler Grösse.

Fig. 2. Schnitt durch das Rückenmark desselben Exemplares, nur weiter nach hinten. Bezeichnung wie in Fig. 1. *Sp. G* Spinalganglien. Es finden sich fast keine typischen Ganglienzellen mehr, sondern nur dunkel gefärbte, stark lichtbrechende Körner um das Epithel des Centralcanales herum; die bindegewebige Hülle ist an den Seiten stark verdickt, der Centralcanal und die Epithelzellen desselben sind von normaler Grösse. Tinction Methylviolett.

NB. Weder in Fig. 1 noch in Fig. 2 sind die rundlichen Körner durch den Lithographen scharf genug hervorgehoben worden.

Fig. 3. Längsschnitt durch einen alten regenerirten Schwanz von Platydactylus mauretanicus, um das Ende des Rückenmarkes im Wirbelrohr zu zeigen.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch einen etwa 14 Tage alten regenerirten Schwanz von Siredon. Vergr. 10 : 1. *R M* Rückenmark, *Ch* letzter Chordarest eines normalen Wirbels, *K St* regenerirter Knorpelstab mit Wirbelsegmenten, *M* Muskulatur.

Fig. 5. Längsschnitt (frontal) durch einen normalen Wirbel und den Uebergang in die regenerirte knorpelige Wirbelsäule von Pleurodeles Waltlii. Punktirte Linie *S F* Schnittfläche, *Sp K* Zellknorpel, *Iv K* Intervertebralknorpel, *Ch* Chordarest, fast intervertebral liegend, *Ch K* Chordaknorpel, *V M R* Markräume des Wirbelkörpers, der sehr tiefe mittlere Einschnitte und Buchten zeigt. Tinction Methylviolett.

Fig. 6. Triton taeniatus, adult. Linke, vordere Extremität nach ca. 25 Tagen. *H* Humerus, *Rd* Radius, *Ul* Ulna, *C L* Carpallücke, *Bc* Basale commune, *1, 2* radiale Zehen, *3, 4* ulnare Zehen. Tinction Methylviolett.

Fg. 7. Triton taeniatus, Larve. Regenerirte rechte hintere Extremität von 12 Tagen. Flächenschnitt. *F* Femur mit deutlichem Centrum von Hyalinknorpel, *Tb* Tibia; Centrum mit dunklen prochondralen Elementen und deutlicher Grundsubstanz, *Fb* Fibula mit dunklen Elementen und wenig Grundsubstanz, *Bc* Basale commune, *1, 2* tibiale Zehen, *3, 4* fibulare Zehen. Die Centren *F, Tb, Fb, Bc, 1, 2* sind deutlich von einander gesondert, in *3* findet sich eine schwache prochondrale Centrirung. Tinction *Strasser'sche* Haematoxylinlösung.

Fig. 8. Theil aus einem Längsschnitt durch den regenerirten Schwanz von Triton cristatus, Larve, um die Neubildung eines Capillargefässes und von Pigmentzellen zu zeigen. *A* zwei zur Bildung des Capillargefässes neu hinzutretende Bindegewebszellen, *a, c* in Bildung begriffene Pigmentzellen.

Fig. 9. Ende des regenerirten Schwanzes von Platydactylus mauretanicus. Ende des Wirbelrohres mit der eigenthümlichen Endverdickung.

Fig. 10. Knorpel mit prochondralen dunklen Elementen aus dem Centrum des Basilare commune des rechten Vorderfusses von Triton taeniatus, Larve. Tinction Methylviolett.

Fig. 11 u. 12. Schemata der regenerirten Wirbel von Pleurodeles Waltlii. Fig. 11. Querschnitt durch eine Intervertebralstelle, Fig. 12 durch eine Vertebralstelle. *R M* Rückenmark, *N B* Neuralbögen, *W K* Wirbelkörper, *Ac* Arteria caudalis, *Vc* Vena caudalis, *H B* Haemalbögen.

Fig. 13 u. 14. Schemata der Regeneration der Gliedmassen. Fig. 13 von Triton taeniatus adult. *A* rechte vordere Extremität, *B* rechte hintere Extremität. Fig. 14. Triton taeniatus, Larve von 25—30 mm. *A* vordere, *B* hintere linke Extremität.

Taf. III.

Fig. 1. Theil eines Querschnittes durch einen jüngeren, regenerirten Schwanz von Lacerta agilis, um die Schuppenbildung zu demonstriren. *R M* Rete Malpighii, *P* Cutispapille, *H* Hornschicht, *F* Follikel, *S* spongiöses Bindegewebe, *C* Cutis, *f Bg* fibrilläres Bindegewebe.

Fig. 2. Theil eines Querschnittes durch einen älteren, regenerirten Schwanz von Lacerta agilis. *Ep* Epidermis, *S* spongiöses Bindegewebe, *f Bg* fibrilläres Bindegewebe, *Blg* Blutgefässe.

Fig. 3. Vollständiger Querschnitt durch ein junges regenerirtes Schwanzstück von Lacerta muralis. *Ep* Epidermis, *R M* Rückenmark, *Blg* Blutgefässe, *M* Muskulatur, *K* Knorpelrohr, *B* Bindegewebe.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Uebergangsstelle des normalen in den regenerirten Theil des Schwanzes von Lacerta agilis. *S F* Schnittfläche, *Sp Ggl* letzte Spinalganglien, *N R M* normales Rückenmark, *A S* eigenthümliche Erweiterung des Centralcanales an der Uebergangsstelle in den regenerirten Theil, *N St* grosse peripherische Nervenäste, von den Spinalganglien ausgehend, *Sch* Follikel, welche zur segmentweisen Schuppenbildung führen, *R R M* regenerirtes Rückenmark, *W R* knorpeliges Wirbelrohr, *N M* letzte normale Muskulatur, *Reg M* regenerirte Musculatur, *Bg* Bindegewebe, *F* Fettkörper mit Pigmentzellen.

NB. Die Pigmentzellen sind nur an der linken Seite der Figur angegeben.

Fig. 5. Querschnitt durch den letzten Theil eines ziemlich alten regenerirten Schwanzes von Lacerta agilis. Anlage des Wirbelcanales und regenerirtes Rückenmark. *f Bg* fibrilläres Bindegewebe, *Blg* Blutgefässe, welche innerhalb des Zellknorpels verlaufen und zum Theil lacunenartig erweitert sind. *Ep* Epithel des Centralcanales des Rückenmarkes, *C C* bedeutend erweiterter Centralcanal, der an den Seiten *C C*^{1} durch eigenthümliche Hyperplasie zwei kleinere Divertikel gebildet hat.

Fig. 6. Querschnitt durch ein altes regenerirtes Rückenmark von Platydactylus verus. *Bg* bindegewebige Scheide, *V* Vacuolen, *C C* Centralcanal, *Ep* Epithel desselben, *Ż* Kerne, die etwa den Körnern im Rückenmarke der Amphibien entsprechen.

Fig. 7. Querschnitt durch ein junges regenerirtes Rückenmark von Phyllodactylus europaeus, nahe an der Uebergangsstelle in den normalen Theil. *Bg* bindegewebige Scheide, *Blg* Blutgefässe derselben, *V* Vacuolen, *Ep* Epithel des Centralcanales *CC*.

Fig. 8. Querschnitt durch ein altes regenerirtes Rückenmark von Hemidactylus frenatus. *Bg, Ep, CC* wie in Figur 7.

Fig. 9. Querschnitt durch ein sehr altes regenerirtes Rückenmark von Lacerta ocellata. (Der regenerirte Theil des Schwanzes ca. 20 mm lang). *CC, Ep, V, Bg* wie in Fig. 6—8. *K* stark lichtbrechende Körner, *Z* Körner mit Kernkörperchen, die den Uebergang zu echten Ganglienzellen bilden, *BK* Bindegewebskörperchen der Scheide.

Fig. 10. Querschnitt durch das regenerirte Rückenmark von Anguis fragilis. *CC, Ep* und *Bg* wie vorher, *Glz* Uebergangsformen zu Ganglienzellen mit hellem protoplasmatischen Hof. (Ausläufer von letzteren Zellen nicht mit Sicherheit zu erkennen).

Fig. 11 u. 12. Querschnitt durch das normale Rückenmarksende von Proteus anguineus, um die Entstehung der letzten Spinalganglien zu zeigen. *NB* Neuralbögen, *CC* Centralcanal, *Blg* Blutgefässe, *Sp Ggl* Spinalganglien, bei Fig. 11 noch im Zusammenhang mit dem Epithel des Centralcanales, in Fig. 12 auf der linken Seite bereits durch herumwucherndes Bindegewebe getrennt.

Fig. 13. Theil eines Querschnittes durch das normale Schwanzende von Proteus anguineus, um die normale Entwickelung eines Hautsinnesorganes zu demonstriren. Zwischen den normalen Epidermiszellen finden sich dunkel tingirte Elemente *Lc*, die meistens eine bohnen- oder nierenförmige Gestalt besitzen, und die als Wanderzellen oder Leukocyten gedeutet werden müssen, bei Lc^1 ein Theilungsstadium. *MZ* Mantelzellen, *Nz* Nervenzellen mit einer typischen karyokinetischen Figur in einer Zelle, *N* Nerv, *Blg* Blutgefäss, *C* Cutis.

Fig. 14. Querschnitt durch den regenerirten Schwanz von Proteus anguineus, mit in Bildung begriffenen Sinnesorganen und Drüsen. *S* jüngeres, S^1 älteres Stadium eines Sinnesorganes, *Dr* Drüsenanlage, *fBg* fibrilläres Bindegewebe der Cutis (embryonal), *spBg* spongiöses Bindegewebe. Statt der in der normalen Epidermis so häufig auftretenden Leukocyten befinden sich in der regenerirten vielfache Verästelungen von Capillaren *Ca*.

Fig. 15. Querschnitt durch die regenerirte Epidermis von Lacerta muralis, junges Stadium. *H* Hornschicht, *Ep* mittlere Schicht der Epidermis, *RM* Rete Malpighii, oberhalb dessen sich eine starke Ausbreitung von Pigmentzellen *P* befindet, *C* Cutis, in der auf diesem Stadium Pigment völlig fehlt.

Fig. 16. Regenerirtes Bindegewebe der Cutis von Hemidactylus frenatus. Eigenthümliche Anordnung des Protoplasma's in den an Pflanzen- oder Chordazellen erinnernden Zellen.

Fig. 17. Regenerirtes Fettgewebe von Phyllodactylus europaeus, *F* Fettzellen, noch ohne Metamorphose, *Bg* Bindegewebe mit Gefässen, welches sich zwischen die ersteren einschiebt.

Fig. 18 u. 19. Regenerationsstadien der peripheren Nerven von Phyllodactylus europaeus. *A* Axencylinder, *E* Kerne der Schwann'schen Scheide, welche in Fig. 18 noch fast gar nicht ausgebildet ist, *P* Perineurium, *Bg* Bindegewebe, *Blg* Blutgefässe.

Fig. 20. Querschnitt durch ein älteres regenerirtes Muskelprimitivbündel von Proteus anguineus. *MK* Muskelkerne im Inneren der contractilen Substanz, *Pi* Perimysium internum.

Fig. 21. Querschnitt durch sehr alte regenerirte Muskulatur von Phyllodactylus europaeus. *MK* Muskelkerne fast bis auf das Kernkörperchen reducirt. *Pe* Perimysium externum, *Pi* Perimysium internum, *CF* Cohnheim'sche Felder, von denen nur die gröberen Linien angedeutet sind. An der rechten Seite der Figur sind die quergeschnittenen Muskelbündel aus dem Perimysium internum herausgefallen.

Fig. 22. Querschnitt durch sehr junge regenerirte Muskelfasern von Phyllodactylus europaeus. *MK, Pe, Pi* wie in Figur 21, *IS* innere Protoplasmasäule, welche noch nicht in contractile Substanz umgewandelt ist.

Fig. 23. Erste Anlage der neugebildeten Muskulatur von Pleurodeles Waltlii. Die von den Muskelspindeln der alten Muskulatur abstammenden Kerne *MK* zeichnen sich durch ausserordentlich stark lichtbrechende Contouren und gröbere Anordnung der chromatischen Substanz im Innern vor den Bindegewebszellen *Bg* aus.

Fig. 24. Längsschnitt durch die neugebildete Muskulatur von Proteus anguineus. *Sp* Muskelspindel mit drei Kernen, *F* Muskelfasern, in welchen sowohl eine deutliche Längsstreifung, als auch beginnende Querstreifung zu erkennen ist, *B* zwei Bindegewebszellen mit karyokinetischen Figuren.

Fig. 25. Verdickter Endtheil einer durchschnittenen Muskelfaser von Lacerta agilis. Anhäufung von Muskelkörperchen *MK* in diesem Theile, Uebergang des Perimysium *Pi* in das Bindegewebe *Bg*.

Druck von Leopold & Bär in Leipzig.

Corrigenda.

Pag. VI im Motto lies: „saecula“ statt „saeeula“.
„ 1 Zeile 4 von oben lies: „Eine“ statt „Ein“.
„ 2 „ 7 „ „ „ „sich“ statt „ieh“.
„ 3 „ 36 „ „ „ „Ophiactis und Ophiocoma“ statt „Ophioctis und Ophieoma“.
„ 3 „ 37 „ „ „ „Ophiocoma“ statt „Ophieoma“.
„ 4 „ 14 „ „ „ „virens“ statt „vireus“.
„ 9 Anm. 1 lies statt „a“ „à“.
„ 12 Zeile 19 lies statt „lacertorum“ „lacertarum“:
„ 14 Anm. 2 lies: „après“ statt „aprês“.
„ 15 Zeile 23 von oben lies „ce“ statt „se“.
„ 15 Anm. 2 lies: „2me“ statt „2en“.
„ 19 „ 28 von oben lies: „L'illustre“ statt „S'illustre“.
„ 19 Anm. 2 lies: „physique“ statt „phisique“.
„ 25 „ 3 „ „animal“ statt „animale“.
„ 27 Zeile 27 von oben lies: „caeruleocephala“ statt „ceruleocephala“.
„ 29 „ 19 „ „ „Maboyia agilis“ in Komma einzuschliessen.
„ 50 „ 4 von oben lies: „Kerbert“ statt „Kerber“.
„ 51 „ 5 von unten lies: „durehgeführt“ statt „dargestellt“.
„ 60 Anm. 1 Zeile 3 lies: „Leukocyten“ statt „Leucocythen“.
„ 64 Zeile 25 von oben lies: „Fig. 8“ statt Fig. 18“.
„ 65 „ 6 „ „ „ „Taf. II“ statt „Taf. I“.
„ 65 „ 8 „ „ „ „liegende“ statt „liegenden“.
„ 66 Zeile 3 von oben lies: „welche“ statt „welcher“.
„ 68 „ 3 „ unten lies: „verschwindet“ statt „vorsehwindet“.
„ 69 „ 12 „ „ „ „des“ statt „der“.
„ 71 fehlt vor dem Absatz die No. II.
„ 72 „ 21 von oben lies: „aussieht“ statt „aussehen“.
„ 72 „ 8 „ unten lies: „Gewebe“ statt „Gewebes“.
„ 75 „ 12 „ „ „ „Waldeyer“ statt „Waldeger“.
„ 81 „ 3 „ oben lies: „Apposition“ statt „Opposition“.
„ 98 letzte Zeile, streiche man hinter „stets“ das Semicolon.
„ 99 Zeile 1 von oben fehlt hinter „eigenthümlich“ ein Komma.
„ 104 „ 17 „ „ lies: „opistoeoele“ statt „opisehotoele“.
„ 129 „ 19 „ „ „ „Neubildung“ statt „Neubilung“.
„ 141 „ 20 „ „ darf hinter „was“ kein Komma stehen.
„ 151 „ 6 „ „ fehlt hinter „gedrängt“ das Wort „wird“.
„ 145 „ 1 von oben fehlt hinter „folgen“ der Bindestrich.

Fig 1

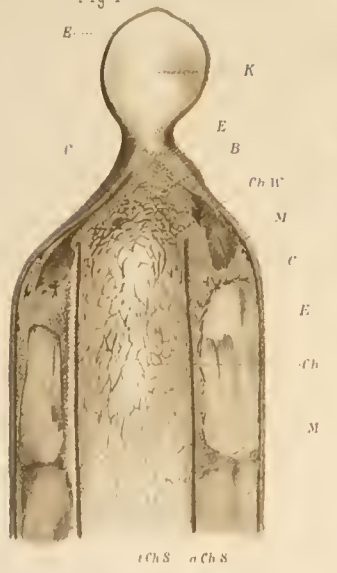


Fig 4

Fig 7

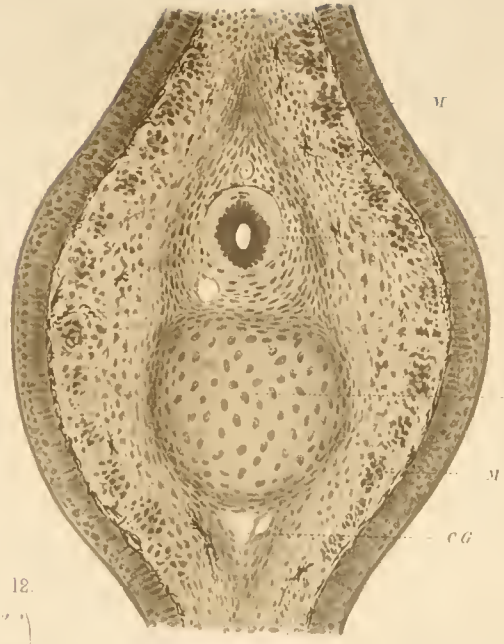


Fig.8.

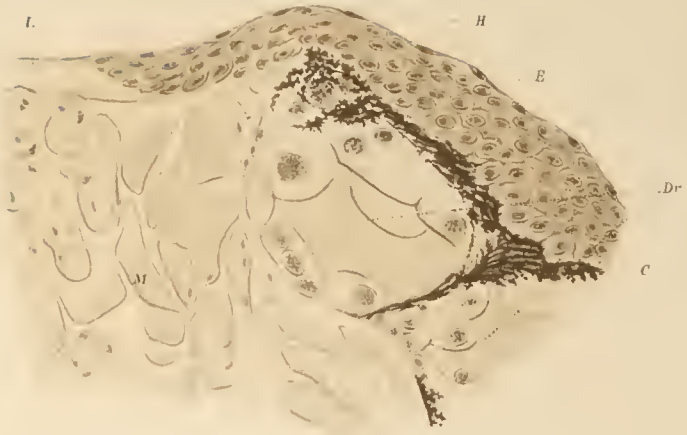


Fig.5.

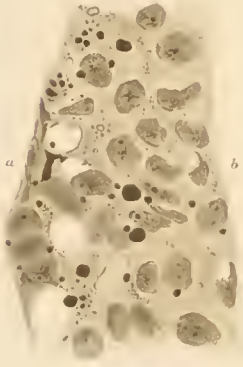


Fig 12.

Fig 13.

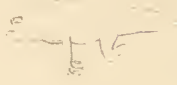
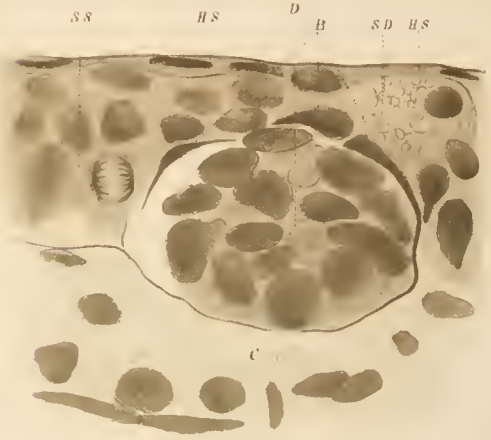


Fig.14.

Fig.9.



RM

Fig.2

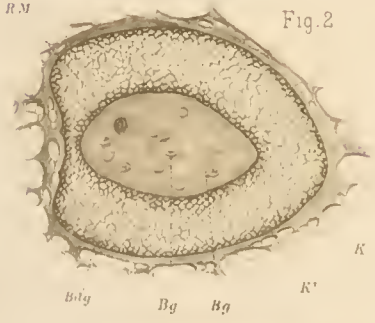
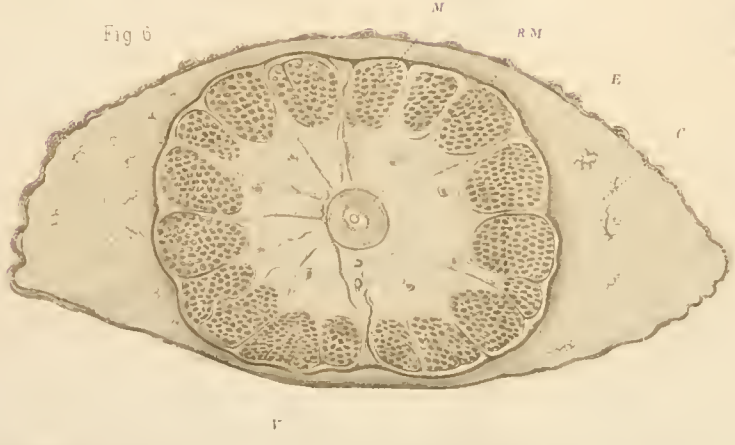


Fig 3

Fig 6



Ep

Fig.10.

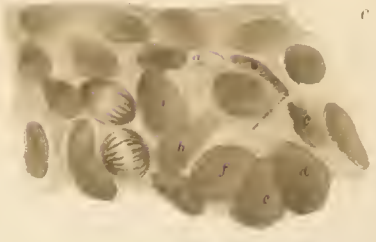


Fig 11.

Rabus et Fraise del

Lith J.A Hofmann Würzburg

Fig 1

Fig 4

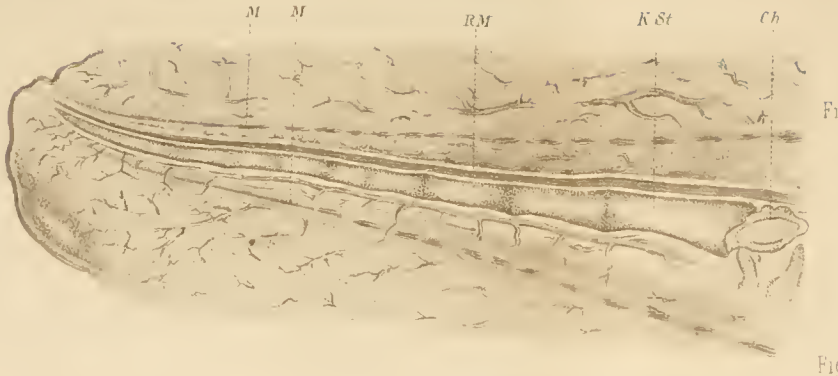


Fig 14

Fig 13.

Fig 2

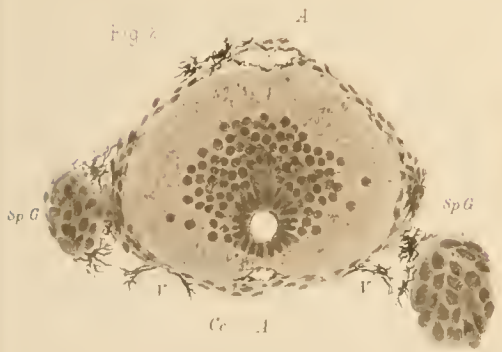


Fig. 5

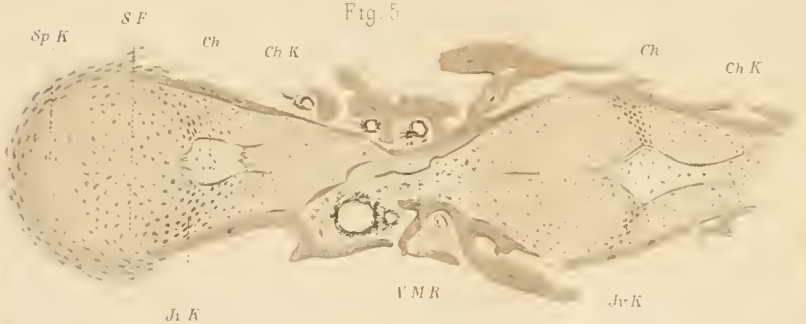


Fig 10.

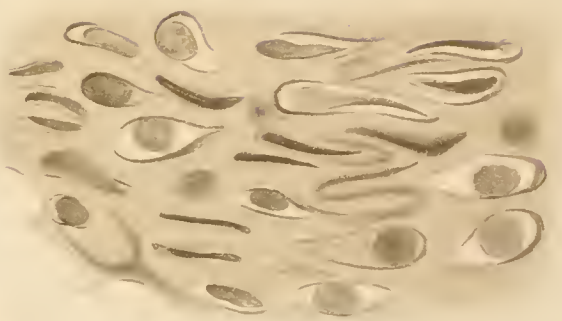


Fig 12

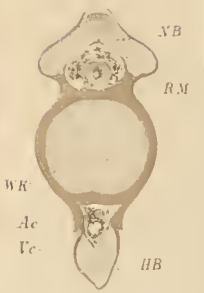


Fig. 3

Fig 6

Fig. 7.

Fig 8.

Fig 9

Fig. 11

Rahn & Franse del.

A. Wittmann Würzburg

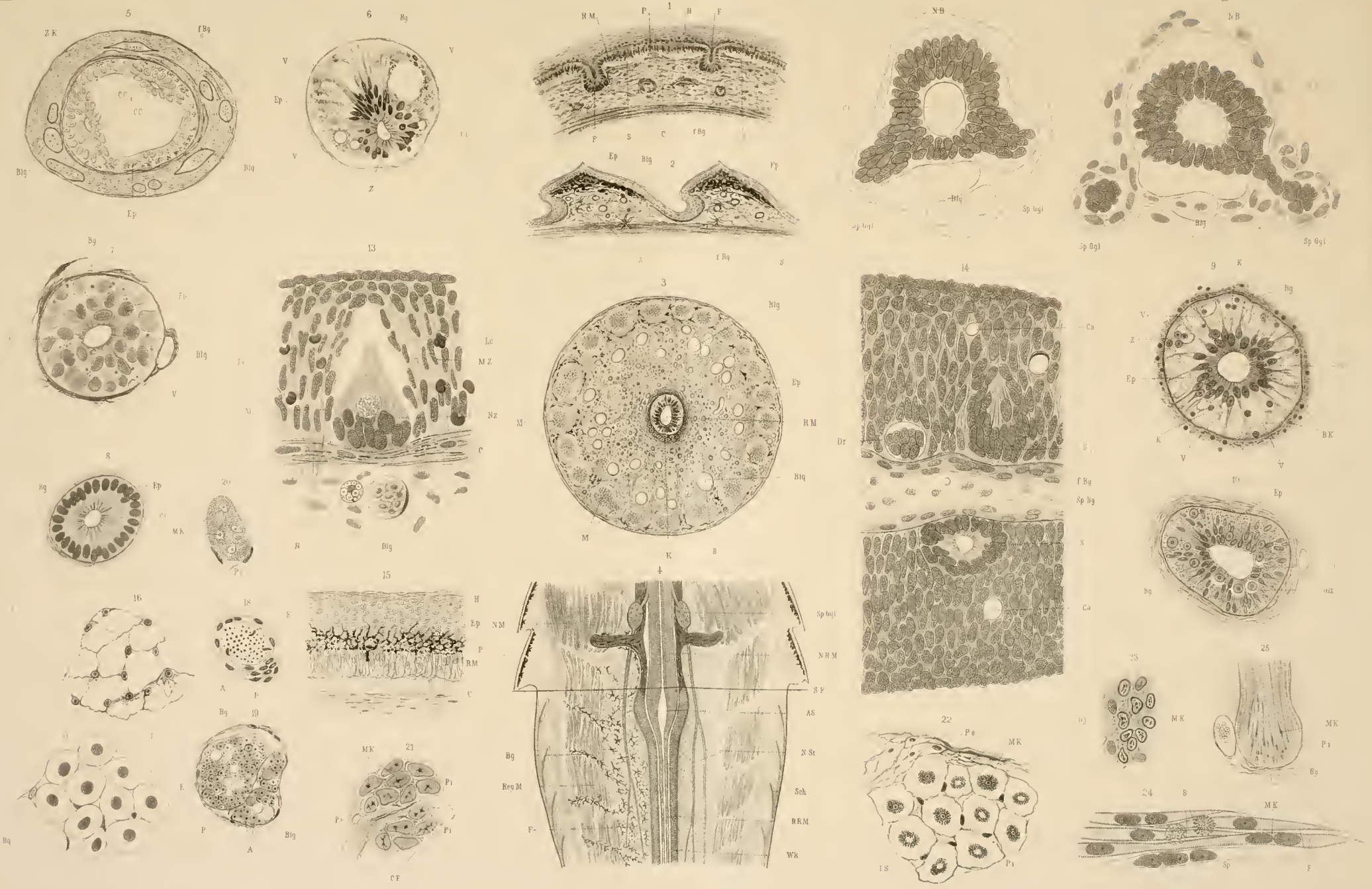


Fig 4 10-14 Looss, caet Fraifse ad nat del

Artist Anst v Th Fischer Cassel

3 2044 072 195 399